

Beiträge zur Organographie der Orchideenblüte.

Von Max Hirmer.

(Mit Tafel X—XII und 225 Figuren im Text.)

Die Beziehungen, welche in der Blüte der monandrischen Orchideen bestehen zwischen der Anthere und dem Rostellum, der im Dienst der Pollenübertragung stehenden, nicht mehr belegungsfähigen Narbe des medianen Fruchtblattes, sind durch die Untersuchungen Darwin's bekannt geworden. Darwin zeigte, wie sich einesteils an dem Rostellum, andererseits an den Pollinien der Anthere Einrichtungen feststellen lassen, die der Pollenübertragung von einer Blüte in die andere dienen, und daß eben diese Einrichtungen immer sinnreicher und zweckmäßiger sich gestalten, je mehr unsere Betrachtung fortschreitet von den niedrigeren zu den höher entwickelten Gruppen, in welche die Systeme von Bentham und Hooker und Lindley die Orchideen gliedern.

Darwin hat indes die Frage nach dem organographischen Zusammenhang der Einrichtungen und Beziehungen zwischen Rostellum und Anthere offen gelassen. Diese Frage zu lösen, soll Aufgabe der folgenden Untersuchungen sein.

Es ist dabei für die Lösung der Frage gleichgültig, ob wir uns auch heute, nahezu ein halbes Jahrhundert nach Erscheinen der Arbeit Darwin's, noch auf den Boden der Darwin'schen Hypothese stellen und in allen den vielen zu schildernden Einrichtungen allein Anpassungen ganz im Sinne Darwin's erkennen, oder ob wir darin nur den Ausfluß eines im Organismus liegenden Gestaltungsvermögens sehen, das zwar zweckmäßige Einrichtungen schaffen kann, aber nicht allein schaffen muß.

Darwin selbst hat in seinen überaus feinen Untersuchungen zu zeigen versucht, wie alle Einrichtungen, die er an den untersuchten Organen fand, im Sinne einer zweckmäßigen Anpassung zu deuten sind, freilich in Untersuchungen, die in Gewächshäusern Englands und nicht in der Heimat der betreffenden Orchideen und in der Heimat der sie besuchenden Tiere ausgeführt wurden.

Nun wird niemand den Wert der gefundenen Ergebnisse leugnen, niemand wird annehmen, daß die Pollenübertragung bei einer *Cattleya* oder einem *Catasetum* oder einer *Vanda* anders vor sich geht, als Darwin sie so überzeugend geschildert hat. Nur ob alle diese sogenannten zweckmäßigen Anpassungen eben wirklich Anpassungen in des Wortes reinsten Bedeutung sind, und nicht nur Einrichtungen, die in einer an Variationen so überaus reichen Familie, wie der der Orchideen, zustande gekommen sind, ohne einem absoluten Bedürfnis zu entsprechen, das ist trotz Darwin noch die unbeantwortete Frage. Wenn wir in den Berichten über an Ort und Stelle untersuchte Orchideen lesen, daß von z. B. 9000 Blüten eines *Dendrobium*stockes nur neun im ganzen Kapseln ansetzen¹⁾, wenn wir an die überaus reiche vegetative Fortpflanzung aller Orchideen denken, taucht immer mehr und immer berechtigter die Frage auf, ob das, was ehemals enthusiastisch als Anpassung bezeichnet wurde, wirklich absolute Anpassung ist. Es wird deshalb in der Heimat der Orchideen zu prüfen sein, inwieweit Einrichtungen, die im Sinne Darwin's als besonders zweckmäßig zu bezeichnen sind, parallel gehen mit einem besonders reichen Fruchtansatz und mit dem Überwiegen der amphimiktischen Fortpflanzung im Gegensatz zur vegetativen. Die vorliegende Arbeit kann nur die morphologische Basis sein, von der ausgehend die größere biologische Frage einmal zu lösen sein wird.

Ehe nun im folgenden auf die Schilderung der morphologischen Verhältnisse der Orchideenblüte eingegangen wird, mag es am Platze sein, die hierbei verwendeten Fachausdrücke zu erläutern.

Man bezeichnet als Rostellum die nicht mehr belegungsfähige Narbe des medianen Fruchtblattes. Die beiden übrigen belegungsfähigen Narben bilden an ihrer morphologischen Oberseite ein Gewebe aus, dessen Zellen in den Membranen verschleimend eine stark klebrige Schicht²⁾ darstellen, an welche sich Pollen anheftet und zum Wachstum angeregt wird. Die gleiche Ausbildung zeigt das Rostellum in seinem basalen Teile, der mit den zwei Narben zusammen die Narbenhöhle und in deren Fortsetzung den Narbenkanal, der bis zum Fruchtknoten

1) Siehe Kränzlin, Fr., in: Das Pflanzenreich von Engler. Orchidaceae, Monandrae, Dendrobiinae.

2) In den Abbildungen durch Schraffierung angedeutet.

zieht, bildet. Dagegen hat der obere Teil des Rostellums, entsprechend der Rückbildung der ursprünglichen Funktion, eine Umbildung der sonst verschleimenden Gewebsschichten erfahren, derart, daß eben diese Schichten nun entweder in ganzer Ausdehnung oder nur zum Teil aus Zellen aufgebaut sind, die Klebstoff liefern. Dabei kommt es entweder zur Bildung eines lockeren flockigen Gefüges von Klebstoffmassen, oder die betreffende Partie behält unter sich ihren festen Zusammenhang und wird als Ganzes abgelöst, da vorzüglich klebrig, wo sie vor Ablösung in Verbindung mit dem Parenchym des Rostellums sich befand.

Auf der anderen Seite des Rostellums, seiner morphologischen Unterseite, d. i. der der Anthere zugewandten Seite, bleibt entweder die Epidermis in ihrer gewöhnlichen Ausbildung erhalten, das ist der Fall bei den Formen, bei welchen die Rostellklebmasse nicht als Ganzes zusammenhängend sich ablöst; oder die Epidermis ist an einzelnen Partien mehr oder minder ausgezeichnet durch charakteristische Veränderungen, Verschleimung und Verdickung der Membranen, das ist der Fall da, wo die Rostellklebmasse sich als Ganzes ablöst. Dabei erstreckt sich entweder die Rostellklebmasse ganz bis zur Epidermis der Antherenseite des Rostellums und wird mit ihr ganz verbunden abgelöst, oder zwischen Klebmasse und Epidermis ist eine Schicht rein parenchymatischer Zellen eingefügt, und die modifizierte Partie der Epidermis deckt sich hinsichtlich ihrer Ausdehnung nicht mit der der Klebmasse. Das letztere ist der Fall bei den mit einem Stipes versehenen Formen. Dabei scheint der Begriff des Stipes bei verschiedenen Autoren ein verschiedener zu sein. Die einen fassen als Stipes auf Klebmasse und Epidermisplatte in ihrer Gesamtheit, die anderen verstehen unter Stipes nur die Epidermisplatte und sprechen daneben noch von einer mit dem Stipes verbundenen Klebmasse. Im folgenden soll der Ausdruck „Stipes“ im ersteren Sinne gebraucht und die Teilstücke als Stipesplatte und Klebmasse bezeichnet werden.

In allen den Fällen, wo sich die Klebmasse als Ganzes ablöst, sind an der mit ihr verbundenen Epidermis die Pollinien der Anthere mittels eines aus dem Tapetengewebe der Anthere entstehenden Klebstoffes angeheftet. Man spricht dann von einem Pollinarium.

Bei der Pollenbildung ist zu unterscheiden zwischen den Formen, bei welchen die Pollenkörner in den einzelnen Pollenfächern ohne Verbindung miteinander liegen, wie bei den diandrischen *Cypripedilinen* und zwischen Formen, bei welchen die Pollentetraden jedes Pollenfaches dauernd in mehr oder minder innigem Verband miteinander

verbleiben. Dabei kann die Vereinigung eine so innige sein, daß sämtliche Tetraden eine einheitliche Masse darstellen, das ist der Fall bei den von Schlechter als *Kerosphaerae* zusammengefaßten Formen, oder die einzelnen Tetraden sind in nur lockerem Gefüge miteinander vereinigt, wie bei den meisten der als *Polychondreae* bezeichneten Gruppen. Daneben findet sich eine dritte Art der Vereinigung der Pollenmassen je eines Pollenfaches, indem eine größere Anzahl von Pollentetraden zu Paketen, den sogenannten *Massulae*, vereinigt werden; dabei muß die Frage offen bleiben, ob alle in einer *Massula* enthaltenen Pollentetraden aus einer einzigen Pollenurmutterzelle hervorgehen. Eine derartige Vereinigung der Pollentetraden findet sich bei den basitonen Ophrydinen, und wird dort von Pfitzer auch als *Massulabildung* bezeichnet, während er in der Gruppe der *Physurinen*, wo sich der Vorgang wiederholt, aus nicht absehbaren Gründen einen neuen Ausdruck einführt und von *sektilen Pollinien* spricht. Im übrigen sind auch die einzelnen *Massulae* eines jeden Pollenfaches unter sich durch Klebstoff zu einem lockeren Gefüge vereinigt.

Bei den als *Kerosphaerae* zusammengefaßten Gruppen kommt es nun bei der Ausbildung der Pollinien in vielen Fällen innerhalb der sporogenen Gewebemasse eines Pollenfaches zu einer Trennung in ein oder zwei Hauptmassen, den Pollinien im eigentlichen Sinn, und einem schmalen Streifen sporogenen Gewebes. Diese durch besondere Klebrigkeit ausgezeichnete Partie, welche, wie zu zeigen sein wird, in den verschiedenen Gruppen verschiedenen Teilen des Gesamtpolliniums entspricht, wird *Caudicula* genannt; sie findet sich nur bei Formen, bei welchen die Rostellklebmasse sich nicht als Ganzes ablöst. Wenn der Ausdruck in der Literatur in einem weiteren Sinne gebraucht wird, so ist das höchst unzweckmäßig und hat seinen Grund in der ungenügenden Kenntnis der betreffenden Autoren von den histologischen Verhältnissen in der Anthere.

Da, wo es zur Ausbildung eines Stipes kommt und die Pollinien der Stipesplatte angefügt sind, bei der sogenannten angeborenen Pollinienanheftung, geschieht das, indem ein Teil der die Pollinien umhüllenden Tapete an Ausdehnung gewinnt und dieser Teil sich bei Öffnung der Anthere zu einer klebrigen Masse umbildet, welche die Pollinien an die Stipesplatte anheftet. Derselbe Anheftungsmodus findet sich bei den Ophrydinen.

Hinsichtlich der chemischen Beschaffenheit des Klebstoffes, der bei den Orchideen gebildet wird, einesteils von der Anthere sowohl zum Zusammenhalt der einzelnen Pollentetraden unter sich, als zum Zweck

der Anheftung der Pollinien an die Rostellklebmasse, andererseits vom Rostellum zum Zweck der Anheftung der Pollinien und Pollinarien an in die Blüte eindringende Tiere sind Untersuchungen nicht ausgeführt worden. Es ist, das sei vorweggenommen, überaus wahrscheinlich, daß sämtlicher Klebstoff, der sich bei den Pollinien findet, geliefert wird von der die Pollinien umkleidenden Tapete, insbesondere von einzelnen oft gewaltig vergrößerten Tapetenpartien. Inwieweit es sich dabei um im chemischen Sinne verschiedene oder einheitliche Klebstoffe handelt, muß anderen Untersuchern zur Entscheidung überlassen bleiben. Es steht sicher fest, daß es sich bei der Bildung der Rostellklebmasse um chemisch verschiedene Vorgänge handelt. Das geht ohne weiteres hervor aus der verschiedenen Struktur und Ausbildung der die Klebmasse liefernden Zellen. Doch wurden genauere Untersuchungen auch hierüber nicht ausgeführt.

Spezieller Teil.

Wenn im folgenden versucht wird, die Ausbildung von Rostellum und Anthere bei den monandrischen Orchideen organographisch zu verfolgen, so ergibt sich zunächst die Notwendigkeit, diejenigen Charaktere festzustellen, die als im phylogenetischen Sinne ursprünglich angesehen werden müssen, um von einer morphologisch sicheren Basis aus fortzuschreiten zu der Betrachtung der mehr und mehr abgeleiteten Formen.

Eine Handhabe hierzu bieten die diandrischen Orchideen, von welchen im allgemeinen angenommen wird, daß es sich um Formen handelt, die der Ausgangsform der Orchideenblüte noch verhältnismäßig nahe stehen.

Die Rostellbildung betreffend, so ist sie noch nicht vorhanden, bei den

Apostasiinae.

Hier kommt es noch zur Ausbildung von drei einander völlig gleichen Narben. Eingeleitet wird die Umbildung bei den

Cypripedilinae.

Auch hier sind noch alle drei Narben belegungsfähig und auf ihrer gesamten Oberfläche ist das Schleimgewebe ausgebildet, nur daß die mediane Narbe gegenüber den beiden lateralen mächtig an Ausdehnung gewonnen hat (Fig. 1).

Damit ist der erste Schritt in der Richtung einer Sonderstellung der medianen Narbe getan. Der zweite ist der, daß neben der morphologischen Umbildung einhergeht die physiologische, indem die zum Rostellum umgebildete Narbe nicht mehr die Funktion der Pollenempfängnis beibehält, sondern wenigstens in ihrem apikalen Teile durch Ausbildung der Rostellklebmasse der Pollenübertragung in der oben angedeuteten Art dient.

Hinsichtlich der Ausbildung der Anthere und der Pollinien unterliegt es wohl sicher keiner Frage, daß trotz ihrer mannigfachen Umbildung in Richtungen, die einesteils auf Zerteilung des sporogenen Gewebes in mehr als vier, andererteils auf Zusammenfassung zu nur zwei einheitlichen Pollenmassen hinzielen, Ausgangspunkt der Entwicklung eine Anthere mit der typischen Vierzahl der Pollenfächer ist. Das geht ohne weiteres hervor aus dem Vergleich mit der überwiegenden Mehrzahl der Angiospermen überhaupt und im besonderen aus dem Vergleich mit den diandrischen Orchideen, die gleichfalls eine normale vierfächerige Anthere besitzen.

Aus dem Vergleich mit diesen Formen ergibt sich auch, daß die Zusammenfassung der Pollentetraden eines Pollenfaches in eine mehr oder minder festgefügte einheitliche Masse, den wachs- und hornartigen Pollinien der Kerosphaeraee, als nicht ursprünglicher Charakter anzusehen ist. Es finden sich noch bei den Cyripedilinen die fertigen Pollenkörner innerhalb eines Pollenfaches vollständig getrennt vor, ganz so wie das bei den Antheren der Angiospermen im allgemeinen der Fall ist. Es liegt nahe, in der Pollenvereinigung der Polychondreae und in der Massulabildung der Ophrydinen und Physurinen Übergänge zwischen den beiden Fällen zu sehen.

Vanillinae.

*Vanilla planifolia*¹⁾. Die Gattung *Vanilla* ist hinsichtlich der Ausbildung des Gynostemiums ausgezeichnet durch eine Anzahl ursprünglich erscheinender Charaktere, so daß mit ihr die spezielle Betrachtung einzuleiten zweckmäßig erscheint. Was die Ausbildung des Rostellums betrifft, so ergibt sich ohne weiteres noch die nahe Beziehung zu den diandrischen Formen. Fig. 2a zeigt das Gynostemium aus einer Knospe freipräpariert und von vorne. Die Anthere ist, wie sich das aus dem Längsschnitt durch das Gynostemium einer etwas jüngeren

1) Die zu den Artnamen gehörigen Autorenzitate finden sich neben den Bezeichnungen der Figuren. Arten, von denen Figuren nicht mitgegeben sind, erhalten das Autorzitat in der Fußnote der betreffenden Textseite angegeben.

Knospe (Fig. 2) ergibt, annähernd im Winkel von 45° über das Rostellum geneigt; dieses hat ähnlich, wie bereits bei den Cypripedilinen (Fig. 1) eine mächtige Verbreiterung gegenüber den beiden lateralen Narben erfahren. Dabei kommt es, indem sich das Rostellum dachförmig über die beiden Narben klappt, zur Bildung der Narbenhöhle, desjenigen Teiles des Gynostemiums, in welchem die Pollenmassen aufgenommen

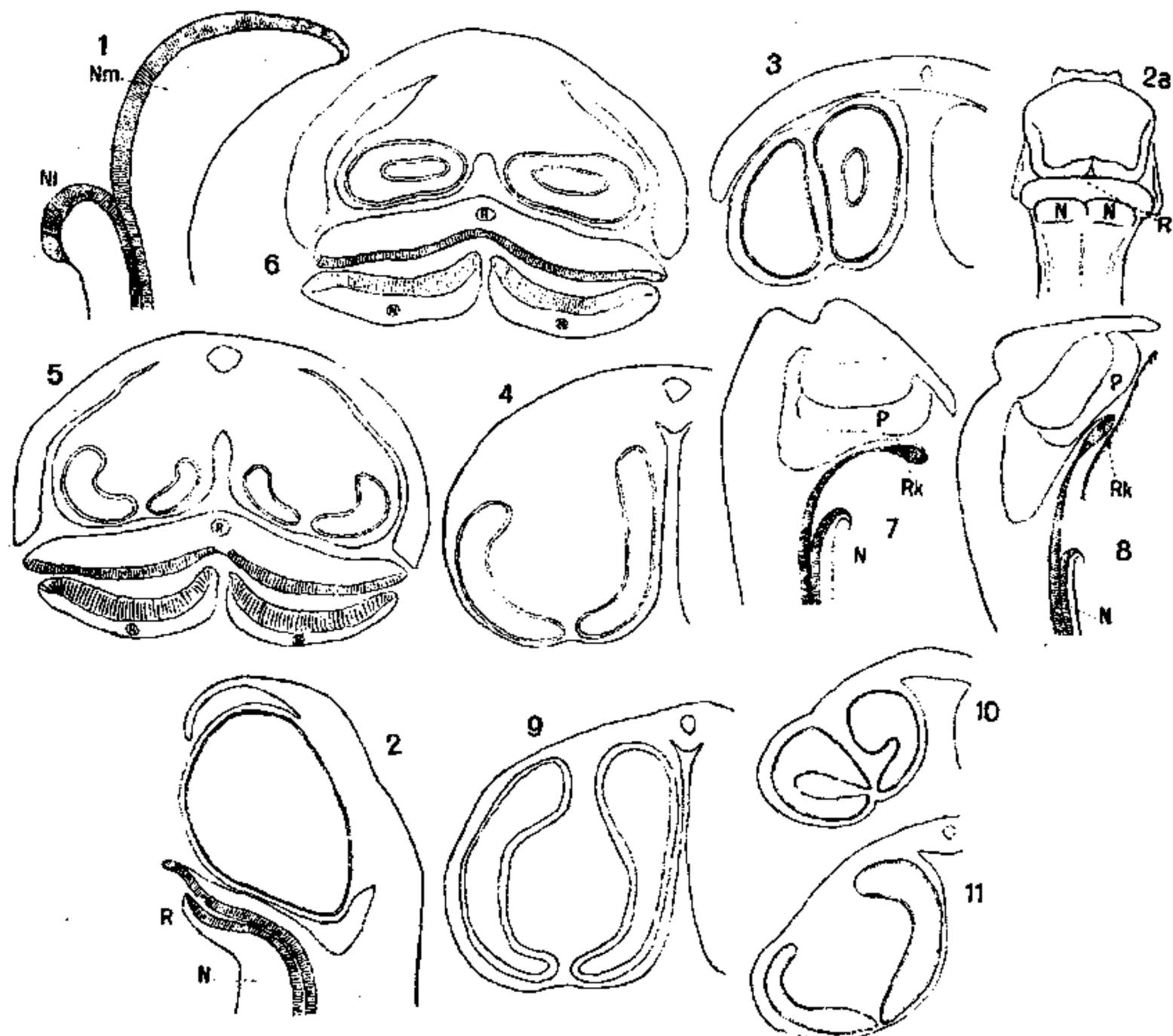


Fig. 1—12. Cypripedilinae, Vanillininae, Bletillinae, Sobraliinae.

1. Paphiopedilum spec.: Längsschnitt durch die Narbenpartie.
- 2—6. Vanilla planifolia Andr.
- 2a. Gynostemium frei präpariert, von vorn.
2. Längsschnitt durch das Gynostemium.
- 3—6. Querschnitte durch die Anthere, in verschiedener Höhe, von oben nach unten fortschreitend.
- 7—9. Bletilla hyacinthina Rehb.
- 7—8. Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte.
9. Querschnitt durch die Mitte der Anthere.
- 10—11. Sobralia Schoenbrunnensis forma hort. Querschnitte durch die Anthere.
10. Ziemlich nahe der Spitze.
11. Nahe der Mitte.

Nm = Narbe des medianen Fruchtblattes. *Nl* = Narbe des lateralen Fruchtblattes. *N* = Narbe. *R* = Rostellum. *Rk* = Rostellklebmasse. *P* = Pollinium. Schraffiert = das Schleimgewebe der beiden Narben und der basalen Partie des Rostellums.

werden und von wo aus die Keimung des Pollens erfolgt. In der histologischen Ausbildung der Rostelloberseite ist indes ein Unterschied zwischen der Schleimschicht der Narben und der des Rostellums nicht zu erkennen; sie setzt sich bis an das apikale Ende des Rostellums ununterbrochen gleichmäßig fort, so daß sich die Frage ergibt, inwieweit hier überhaupt bereits von einem eigentlichen Rostellum im Sinn der oben gegebenen Definition die Rede sein kann, da es zur Ausbildung einer besonderen histologisch differenzierten Rostellklebmasse noch nicht gekommen ist.

Wenn hinsichtlich der Ausbildung des Rostellums bei *Vanilla* ein noch offenbar sehr einfacher und eng an die diandrischen Formen anschließender Fall vorliegt, so weicht die Ausbildung der Pollinien (Fig. 3—6) insofern von dem oben aufgestellten Ausgangstyp ab, als zwar Querschnitte durch die Mitte der Anthere Bilder ergeben, wie sie für Querschnitte durch jede angiosperme Anthere charakteristisch sind, als es aber am oberen und unteren Ende der Anthere an beiden Flanken der Pollinien jeder Theka zu vollständigem Zusammenfließen des sporogenen Gewebes kommt. Auch der Zusammenhalt der Pollenkörner zu Tetraden und deren lockere Verkettung untereinander ist bereits vorhanden.

I. Hauptgruppe.

Bletillinae. Sobraliinae. Dendrobiinae. Bolbophyllinae. Collabiinae.
Laeliinae. Ponerinae. Phajinae. Pleurothallidinae. Coelogyninae.

Den im Folgenden zu betrachtenden Formen ist allen gemeinsam die gleiche Art der Rostellausbildung; es kommt, wie in einzelnen Fällen noch genauer zu beschreiben sein wird, am apikalen Ende des Rostellums zur typischen Umbildung des Schleimgewebes in eine klebstoffliefernde Partie, während nur noch in der Gegend der Narbenhöhle und des Griffelkanals auch am Rostellum das Schleimgewebe unverändert erhalten bleibt. Die Ausdehnung des die Klebmasse liefernden Gewebes betreffend, so reicht es oft bis über die Mitte des Grundgewebes der apikalen Partie des Rostellums. Die Ablösung der Klebmasse erfolgt nie als Ganzes, sondern nur in Gestalt einzelner flockiger Massen. Ein Zusammenhang mit der Epidermis der der Anthere zugewandten Seite findet sich nirgends. Die Pollenübertragung, soweit sie überhaupt durch in die Blüte eindringende Tiere stattfindet, geht vor sich, indem ein

in die Blüte eingedrungenes Insekt auf seinem Rückzug an der Klebmasse vorbeistreifend sich damit behaftet und gleichzeitig Klebmasse in die Anthere an die Pollinien preßt, die dann durch den Zusammenhalt des an Tier und Pollinien haftenden Klebstoffes aus der Anthere herausgezogen und übertragen werden können.

Bletillinae.

Bletilla hyacinthina ist hinsichtlich der Pollinienausbildung als sehr ursprüngliche Form anzusehen; ein Querschnitt durch die Anthere (Fig. 9) zeigt eine Lage und Form der einzelnen Pollenfächer, die sich in nichts von der der typischen Angiospermen unterscheiden, nur daß es auch hier wieder zur Bindung sämtlicher Pollentetraden kommt, die freilich wie bei allen Polychondreen, noch eine sehr lockere ist, immerhin aber doch genügt, um die Pollentetraden eines jeden Faches als eine geschlossene Masse aus der geöffneten Anthere hervortreten zu lassen.

In der Ausbildung des Rostellums ist es nun bei *Bletilla* bereits zu der für die Formen der ganzen großen Gruppe charakteristischen Bildung gekommen. Es ist das breite Rostellum dachförmig über die beiden viel schmäleren Narben vorgewölbt, mit ihnen zusammen die Narbenhöhle bildend. An seinem oberen Ende kommt es in Umbildung der basalwärts die Schleimschicht liefernden Gewebeschicht zur Ausbildung von Zellen, die von Klebstoff erfüllt sind.

In der geöffneten Blüte (Fig. 7 und 8) liegt die ursprünglich aufrechte, bei Erblühen sich horizontal umbiegende Anthere mit der Thekenöffnung nach unten dem Rostellum auf. Dabei werden die Pollinien, die übrigens infolge ihrer Klebrigkeit alle vier unter sich leicht verbunden sind, und die unter ihnen befindliche Rostellklebmasse von dem über die Anthere vorspringenden Konnektivflügel gedeckt. Dringt nun ein Insekt auf dem Labellum, das sich um das Gynostemium schlagend, einen Gang zwischen seiner Oberseite und der Gynostemiumvorderseite bildet, in den Blütengrund vor, so wird es zunächst infolge der Deckung durch den Konnektivflügel Pollinien und Rostellklebmasse nicht berühren. Erst bei seinem Rückzug wird es an das Rostellum stoßen und dessen Klebmasse berühren und bei seinem weiteren Rückzug an dieser Klebmasse vorbeistreifend sich damit beschmieren. Bei noch weiterem Sichzurückziehen wird es jetzt an den Pollinien mit der beschmierten Körperpartie anstreifen und sie sich anheften, um sie beim Eintritt in eine weitere Blüte an die intensiver klebrige Narben wieder abzugeben.

Sobraliinae.

Sobralia Schönbrunnensis. Die Verhältnisse liegen im allgemeinen ganz ebenso wie bei *Bletilla*, nur in der Bildung der Pollinien (Fig. 10 und 11) ist insofern ein Unterschied festzustellen, als diese an ihrem oberen Ende mit ihren Flanken sehr stark gegeneinander gebogen sind.

Wenn in den bisher betrachteten Formen typische Vertreter der Gruppe der Polychondreae vorlagen, Formen, deren Pollentetraden jedes Pollenfaches sich nur in äußerst lockerem Verbande miteinander befanden, so möge im folgenden die Betrachtung übergehen zu Formen, deren allgemeines Charakteristikum der Besitz wachs- oder hornartiger Pollinien ist, Pollinien also, bei welchen die Verbindung der einzelnen Pollentetraden eines Faches eine überaus innige ist. Auch hier finden sich zunächst Formen, die nach den oben aufgestellten Gesichtspunkten noch vorhältnismäßig ursprünglich erscheinen.

Dendrobiinae.

Dendrobium nobile. Ein Querschnitt durch die Anthere (Fig. 13) zeigt ein Bild, wie es im allgemeinen jede Angiospermenanthere geben könnte: vier Pollenfächer, je zwei in einer Theka; der Längsschnitt in Fig. 12 ergänzt das Bild, indem er die aufrechte Anthere und eines der längs getroffenen Pollenfächer zeigt.

Was die allenfalls mögliche Anheftung der Pollinien an ein die Blüte besuchendes Insekt betrifft, so wird zunächst beim Eindringen des Insektes in die Blüte die hier recht mächtig entwickelte Rostellklebmasse und die Pollinien durch die Deckung des Konnektivflügels der Anthere vor Berührung geschützt; erst beim Rückzuge des Insektes wird, indem das Tier zunächst an die Rostellklebmasse streift, an seinem Rücken Klebstoff befestigt, ebenso wie Klebstoff an die Pollinienfächer gepreßt wird. Indem der an dem Insekt anhaftende Klebstoff mit dem an die Pollinien gepreßten fest zusammenhält, können beim weiteren Rückzug die vier Pollinien, die wieder in Folge ihrer Klebrigkeit aneinander haften, aus den Theken herausgezogen und fortgeführt werden.

Es sei betont, daß in der großen einheitlichen Masse, als welche die Pollinien hier ausgebildet sind, ein Moment gegeben erscheint, welches der leichten Entfernung der Pollinien nicht förderlich ist, und daß nach des Verfassers Ansicht, die freilich in diesem Falle mit der Darwinschen in Widerspruch steht, gerade bei *Dendrobium* für die Sicherung der Pollenübertragung noch recht unzweckmäßige Einrichtungen vorliegen. Es wird im folgenden zu zeigen sein, daß inner-

halb aller Formen der ersten Hauptgruppe bei der Bildung der Pollinien alles, bildlich gesprochen, auf eine Zertrümmerung der einheitlichen Pollenmassen hindrängt und alles auf den verschiedensten Wegen abzielt auf die Bildung fadenförmiger Teile an den Pollinien, die zweifellos in ihre Fähigkeit sich dem Insektenkörper anzuschmiegen eine leichtere Anheftung gestatten, als das bei der ganz einheitlichen Masse des *Dendrobiumpolliniums* der Fall sein kann. Ganz zugunsten der Auffassung des Verfassers spricht ja übrigens auch der eingangs erwähnte geringe Fruchtansatz bei *Dendrobium*.

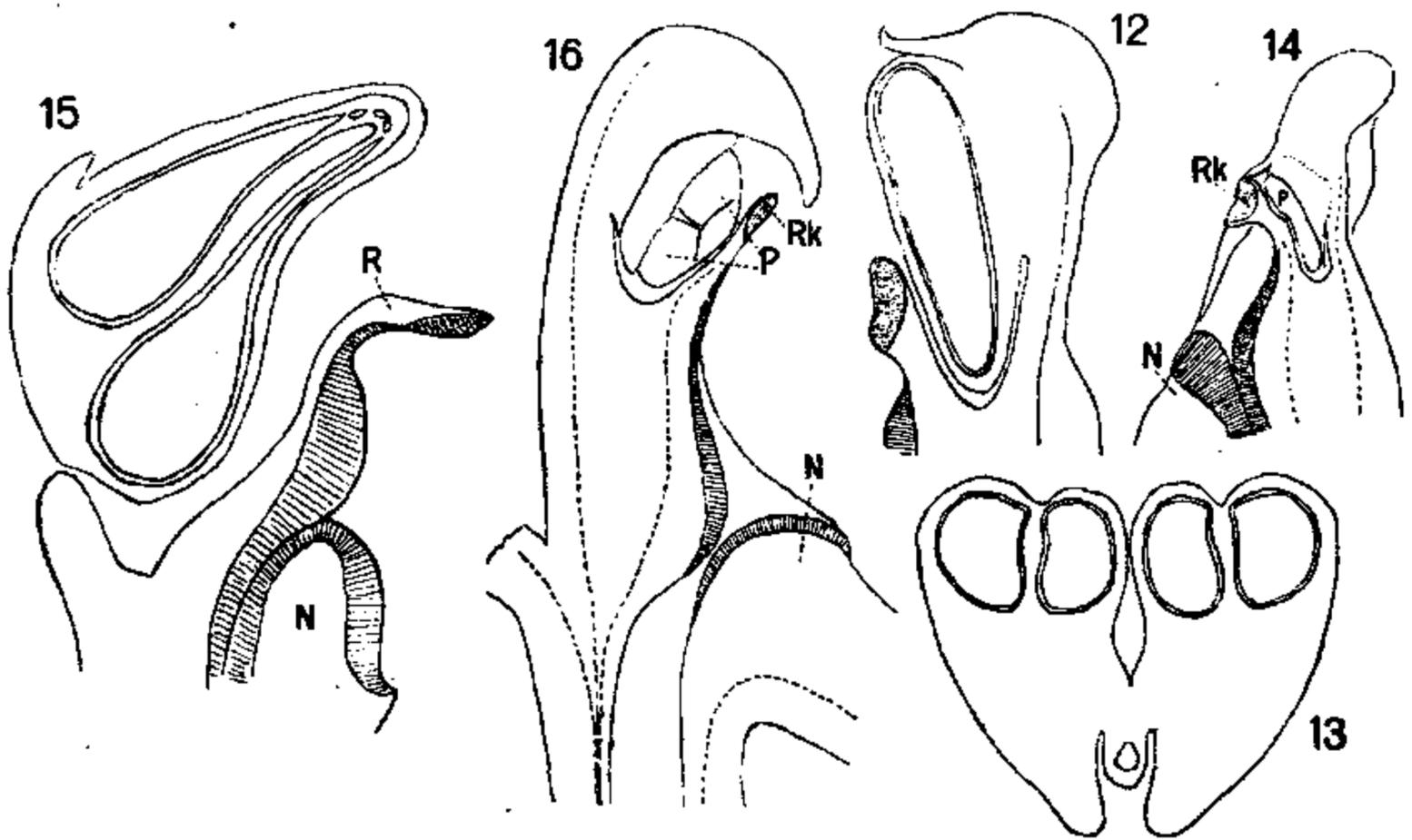


Fig. 14—16. *Dendrobiinae*.

14. *Dendrobium nobile* Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte.
 12. — — Längsschnitt durch die Anthere einer Knospe.
 13. — — Querschnitt durch die Anthere.
 15. *Eria floribunda* Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer Knospe.
 16. *Eria javanica* Kl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte.

Die Form der Säule betreffend (Fig. 16) und die Art, wie an ein die Blüte besuchendes Insekt der zu übertragende Pollen angeheftet werden kann, unterscheidet sich nicht wesentlich *Eria javanica*. Auch hier wird ein Insekt auf seinem Rückzug aus dem Blütengrund an der Rostellklebmasse vorbeistreifend, sich damit behaften und wird bei weiterem Zurückgehen die Antherenspitze leicht heben und so aus der geöffneten Anthere die Pollinien auf seinen mit Klebstoff bestrichenen Rücken fallen lassend, sie sich anheften, um sie dann zur nächsten Blüte zu tragen.

Nicht so einfach dagegen als bei *Dendrobium* liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien. Bei *Dendrobium* handelt es sich um vier länglich ovale Pollinien, die ringsum von einer schmalen Sekretionstapete umgeben waren, hier dagegen zeigt sich die Aufteilung jedes Polliniums in zwei Hälften, die nur in der Mitte durch ein schmales Band sporogenen Gewebes verbunden sind. Ein Querschnitt durch die Anthere, ziemlich hoch oben geführt (Fig. 18), zeigt ein Bild ganz ähnlich dem, das *Dendrobium* gab. Gegen die Mitte der Anthere (Fig. 19) zu indes nimmt die Breite des Pollenfaches stark ab; ein nur wenige Tetraden breites Band, das die Verbindung mit dem unteren wieder kräftig entwickelten Teil des Polliniums herstellt, ist getroffen. Gleichzeitig mit der Reduktion des sporogenen Gewebes in der Mitte der Anthere verbreitet sich die Tapete durch Vergrößerung der einzelnen sie bildenden Zellen; der Prozeß schreitet so weit fort, daß in der Mitte der Anthere (Fig. 20) an der vorderen Seite zwischen je zwei Pollenfächern das sterile Ge-

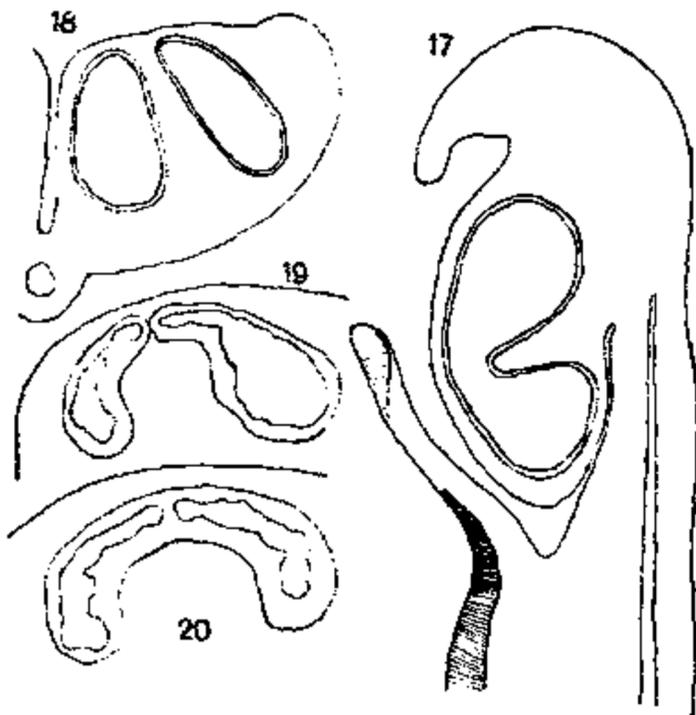


Fig. 17–20. *Dendrobiinae*.

17. *Eria javanica* Bl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer Knospe. Querschnitte durch eine Antherenhälfte.

18. — — Pollinien einer Theka nahe dem oberen Ende.

19–20. — — Ziemlich in der Mitte getroffen.

Verhältnis der Vergr.: Fig. 18–20 = 16 : 35.

webe von der sich ausbreitenden Tapete verdrängt wird und je zwei Pollenfächer durch ihre Tapete in eins zusammenfließen. Also einerseits Zerteilung jedes Polliniums in zwei Hälften, andererseits Vereinigung der zwei Pollinien jeder Theka durch Zusammenschluß der schmalen, die Pollinienhälften verbindenden Brücken.

Eria floribunda. Einen erheblichen Fortschritt auf dem von *Eria javanica* eingeschlagenen Wege stellt diese Art dar; die Aufteilung je eines Polliniums in zwei Hälften ist so weit gegangen, daß die zwei Hauptpartien jedes Polliniums nur durch einen langen schmalen Streifen sporogenen Gewebes verbunden sind, das in der Mitte durch die mehr sich verbreiternde Tapete bis auf einige unzusammenhängende Tetradenreste verdrängt wird (Fig. 15).

Es muß nachdrücklich betont werden, daß es sich bei der Stelle, an welcher die Pollinienbänder umbiegen, nicht um die Spitze der Anthere, wie das Pfitzer fälschlich annahm, handelt, sondern lediglich um die stark vor und nach oben gezogene Vorderseite der Anthere. Das geht hervor erstens aus der Lage des Konnektivflügels, der, seinem morphologischen Charakter gemäß, ein sicheres Kriterium für das Auffinden der morphologischen Spitze der Anthere bildet, zweitens aus dem Vergleich mit *Eria javanica*, einer Art, bei der die bei *Eria floribunda* ins Extrem getriebenen Verhältnisse erst in ihren Anfängen vorliegen und so noch leicht erkennen lassen, was Spitze und was Vorderseite der Anthere ist, drittens aus Vergleich mit ähnlichen Fällen in anderen Gruppen, bei denen die allmähliche Vorwölbung der Antherenvorderseite auch entwicklungsgeschichtlich verfolgt werden konnte (vgl. *Arpophyllum giganteum*).

Bolbophyllinae.

Die aus dieser Gruppe untersuchten Formen: *Bolbophyllum Lobbii*, *Bolbophyllum crassipes*, *Megaclinium spec.* und *Cirrhopetalum Loherianum*¹⁾ schließen sich hinsichtlich der primitiven Einrichtungen zum Zweck der Anheftung ihrer Pollinien an Blütenbesucher eng an die bei *Dendrobium* beobachteten Verhältnisse an; nur daß, wie aus dem Längsschnitt durch eine noch nicht geöffnete Knospe hervorgeht, hier bei *Bolbophyllum Lobbii* eine gewaltige Produktion von Rostellklebmasse und Narbenschleim vor sich geht, derart, daß in der erschlossenen Blüte die ganze vordere Partie des Gynostemiums nur noch ein großes ununterbrochenes Feld schleimiger Massen darstellt.

Was die Ausbildung der Anthere betrifft, so ist bei sämtlichen untersuchten Gattungen von den in einer Theke vorhandenen zwei Pol-

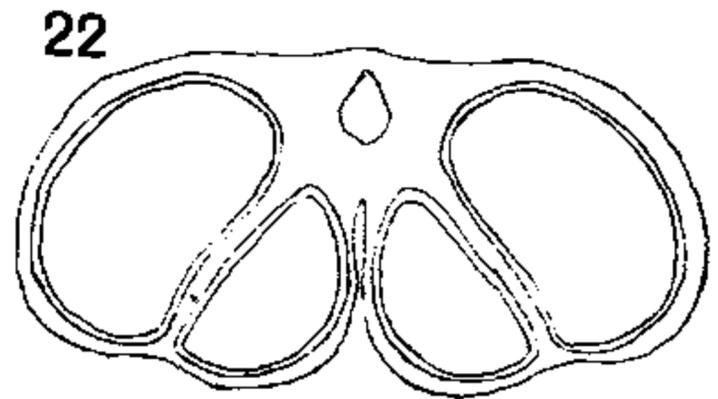
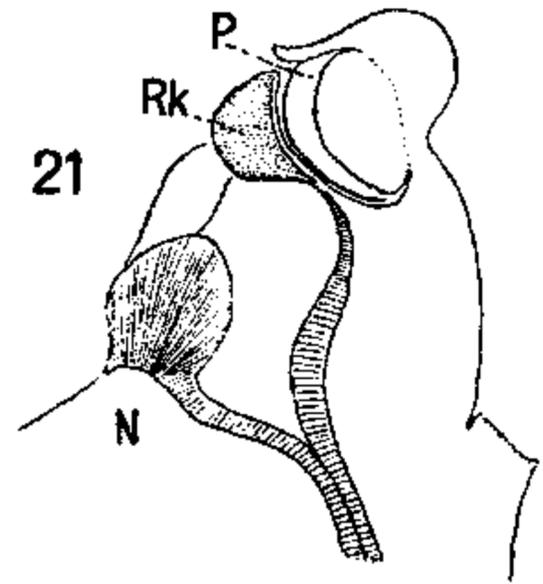


Fig. 21—22. *Bolbophyllinae*.

21. *Bolbophyllum Lobbii* Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte.
 22. *Bolbophyllum crassipes* Hook. Querschnitt durch die Anthere.

1) Krzl.

linien jeweils das innere erheblich kleiner als das zugehörige äußere. Wenn bei den später zu betrachtenden Pleurothallidinen sich Formen finden mit nur noch einem Pollinium in jeder Theka, so liegt der Gedanke nahe, hier bei den Bolbophyllinen in der konstanten Größendifferenz, die zwischen den beiden Pollinien einer Theka besteht, den ersten Schritt eines Reduktionsvorganges zu sehen, der in einer anderen Gruppe bis zum völligen Verlust des einen der beiden Pollinien einer Theka geführt hat.

Collabiinae.

Nephelephyllum pulchrum. Die Gattung ist interessant durch die Variationen der Ausbildung der Pollinien. Es liegt nahe in Fällen, wo, wie bei *Eria* oder den später zu besprechenden *Laeliinen*, die Anthere acht Pollinien besitzt, von denen je zwei durch schmale

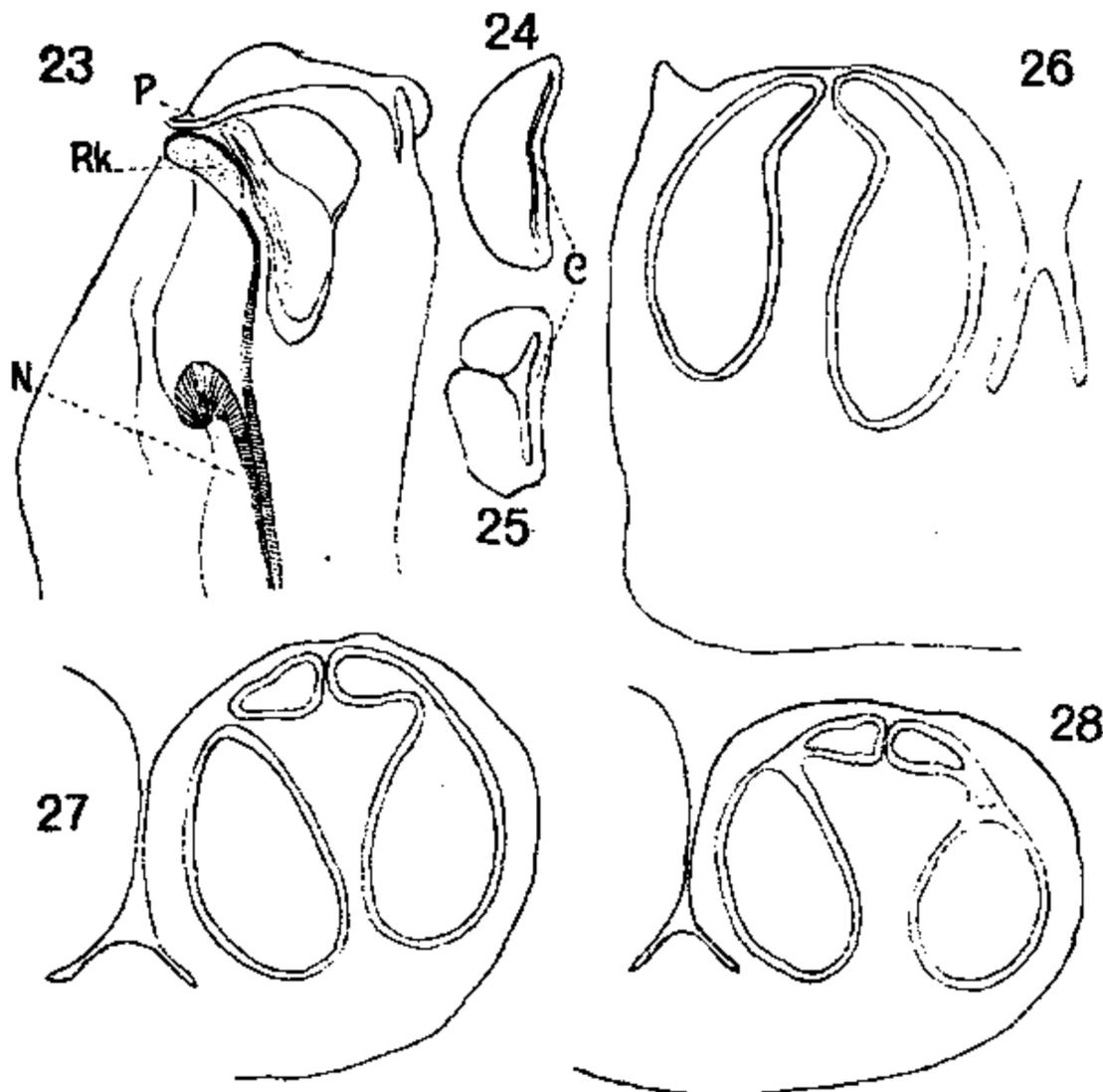


Fig. 23—28. Collabiinae.

- 23—28. *Nephelephyllum pulchrum* Bl.
 23. — — Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte.
 25. — — Äußeres } Pollinium einer Theka einer geöffneten Blüte.
 24. — — Inneres }
 (Sämtliche in gleicher Vergr.)
 26—28. — — Querschnitte durch eine Antherenhälfte.
 26. — — Pollinien einer Theka nahe dem oberen Ende.
 —28. — — Ziemlich in der Mitte getroffen.
 (Sämtliche in gleicher Vergr.)
 C = Caudicula; übrige Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

Bänder, den Caudiculae, zusammengehalten werden, anzunehmen, daß eben diese jeweils zwei Halbpollinien nebst der dazugehörigen Caudicula hervorgegangen sind aus einer ähnlich wie bei *Dendrobium* ursprünglich einheitlich geschlossenen Pollenmasse durch teilweise Rückbildung sporogenen Gewebes. Bei *Nephelephyllum* finden sich nun alle Übergänge zwischen einem völlig geschlossenen Pollinium von annähernd der Form eines *Dendrobium*-Polliniums bis zur völligen Aufteilung des Polliniums in zwei Halbpollinien, die nur durch ein schmales Caudicularband miteinander zusammenhängen.

Normalerweise ist in jeder Theka das innere Pollinium so ausgebildet, wie es Fig. 24 zeigt; eine einheitlich zusammenhängende Pollenmasse, der vorgelagert ist ein schmales Band, das gleichfalls aus Pollentetraden gebildet ist. Im Äußeren der beiden Pollinien einer Theka (Fig. 25) dagegen kommt es in der Regel noch zu einer Durchteilung der Pollinien-Hauptmasse in horizontaler Richtung.

Diesen Fällen, in denen, wie bereits bemerkt, die zumeist auftretende Polliniengestaltung vorliegt, stehen Fälle gegenüber, in denen es einesteils auch bei dem inneren Pollinium in seiner Hauptmasse zur horizontalen Durchteilung kommt, anderenteils aber Fälle, in welchen eine mehr oder minder innige Verbindung noch besteht zwischen der Pollinien-Hauptmasse und dem davor liegenden Caudicularband vermittelt schmalerer oder breiterer Brücken sporogenen Gewebes. Es handelt sich nur noch um die Vereinigung von Caudicularband und Pollinien-Hauptmasse in ganzer Höhe der Pollinien, um eine Form zu schaffen, die der eines *Dendrobium*-Polliniums im wesentlichen entspricht.

Querschnitte durch die noch nicht geöffnete Anthere mögen die an Pollinien von geöffneten Blüten gefundenen Verhältnisse noch genauer erläutern.

Querschnitte durch die oberste und unterste Partie einer Anthere ergeben Bilder, wie sie Fig. 26 zeigt; das sporogene Gewebe eines jeden Pollenfaches stellt noch eine einheitliche Masse dar, die nur nach vorn zu sich etwas verschmälert; Querschnitte mehr gegen die Mitte zu zeigen die Fig. 27 und 28. Dabei herrscht in der Ausbildung des sporogenen Gewebes große Mannigfaltigkeit. Entweder die Pollenmasse wird plötzlich stark eingeschnürt, um sich gegen vorn allmählich wieder zu verbreitern, hängt aber noch als Ganzes zusammen (Fig. 27 außen), oder die kleine vordere und große hintere Partie sind getrennt und nur noch einzelne Zellen sporogenen Gewebes als die letzten Rudimente der hier geschwundenen Pollenmasse sind zwischen die an der

schmalen Stelle vereinigte äußere und innere Tapete eingestreut (Fig. 28 außen), oder auch diese fehlen und die Tapete allein vermittelt die Verbindung (Fig. 28 innen), bis schließlich Fälle sich finden, in denen die beiden Partien stellenweise so tief greifend von einander gelöst sind, daß jede derselben von der eigenen Tapete rings umsäumt wird und steriles Gewebe dazwischen eingeschaltet ist (Fig. 27 innen).

Längsschnitte ergaben im betreff der horizontalen Durchteilung der Hauptmasse der einzelnen Pollinien dieselben Übergänge von vollständiger Vereinigung bis zur vollständigen Trennung des sporogenen Gewebes eines Pollenfaches, wie sie eben für die Querschnitte geschildert wurden.

Wenn *Nepelaphyllum* uns alle die Übergänge zeigt von einer noch vollständig geschlossenen Pollenmasse bis zu den quer und längs geteilten Pollinien, wie sie besonders für einige der später zu betrachtenden Gruppen charakteristisch sind, so gibt uns die Gattung auch einen Einblick in das allmähliche Zustandekommen der bei später zu betrachtenden Gruppen oft wiederkehrenden Vereinigung der beiden Pollinien einer Theka zu einem mehr oder minder einheitlichen Doppel-Pollinium.

Vergleicht man den Querschnitt durch die Mitte der Anthere, (Fig. 28) und den Querschnitt durch die Antherenmitte von *Eria javanica*, (Fig. 20), so springt ohne weiteres die nahe Verwandtschaft der Verhältnisse in die Augen. Bei *Eria* sind die beiden Pollinien einer jeden Theka jeweils bereits soweit zusammengerückt, daß ihre Tapeten zusammenfließen; bei *Nepelaphyllum* fehlt nur noch diese letzte Beseitigung einer oder weniger trennender steriler Zellen, daß auch hier die Vereinigung der beiden Pollinien zustandekommt. Allerdings handelt es sich beidesmal um Fälle, in welchen nur schmale Ausläufer der sporogenen Masse die Verbindung miteinander suchen; es wird später, besonders bei den Formen der dritten Hauptgruppe zu zeigen sein, daß in den verschiedensten Gruppen die Verschmelzung zwischen den beiden einer Theka angehörigen Pollinien sich findet, zum Teil oft in einer Breite, die der der Pollinien-Hauptmasse völlig entspricht. Die hier bei *Nepelaphyllum* und *Eria* vorliegende Annäherung der Pollinien kann vielleicht als erster Schritt einer bei höher entwickelten Formen bereits vollzogenen Tatsache anzusehen sein.

Laeliinae.

Der Vorgang, der zum erstenmal deutlich bei *Eria javanica*, dann in zahlreichen Übergängen wieder bei *Nepelaphyllum* sich zeigte, die

Aufteilung einer, wohl ursprünglich einheitlichen Pollenmasse in zwei Hälften, findet sich sehr ausgeprägt bei der Gruppe der Laeliinen.

Laelieae.

Laelia anceps. Die Gattung, die der Gruppe den Namen gab, mag als Typus der hier erreichten Ausbildung der Pollinien zuerst betrachtet sein. Der Längsschnitt durch die aufrechte Anthere (Fig. 29) zeigt ein Pollinium, das am oberen und unteren Ende der Anthere gebildet ist aus kurzeiförmigen Pollenmassen, die am vorderen Ende der Anthere unter sich durch ein schmales Band sporogenen Gewebes, die Caudicula, verbunden sind. Vergleicht man mit dem hier gewonnenen

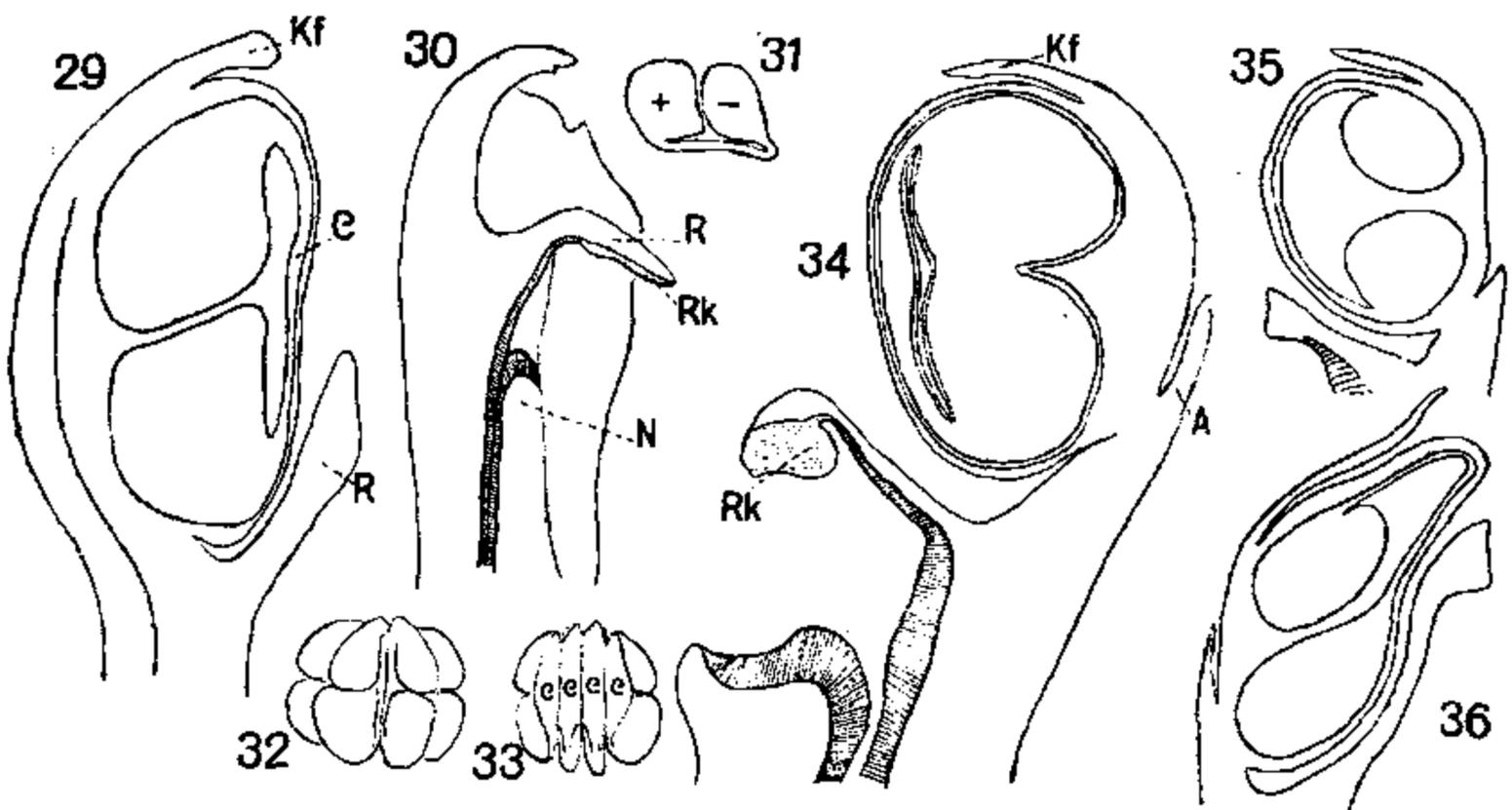


Fig. 29—36. Laeliinae.

29. *Laelia anceps* Ldl. Längsschnitt durch die Anthere einer Knospe.
 30. — — Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte, Anthere abgenommen.
 31. — — Ein einzelnes Pollinium.
 32—33. — — Die vier Pollinien einer Anthere.
 32. — — Von hinten.
 33. — — Von vorn. (Fig. 30—33 sämtliche in gleicher Vergr.)
 34. *Schomburgkia undulata* Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer Knospe.
 35. *Neolauchea pulchella* Krzl. Längsschnitt durch die Anthere.
 36. *Isabelia virginalis* Rodr. Längsschnitt durch die Anthere.

Bild etwa dasjenige, das ein Längsschnitt durch die Anthere von *Eria javanica* zeigt, so ergibt sich, daß bei *Laelia* der Prozeß der Einwucherung sterilen Gewebes in die Masse des sporogenen Gewebes entschieden fortgeschritten ist. Bei *Eria* ist es erst ein Vortasten des sterilen Gewebes, es kommt zu einer kleinen keilförmigen Bucht innerhalb der sonst noch allerorts zusammenhängenden Masse des sporogenen Ge-

webes. Bei *Laelia* dagegen ist es ein tiefgreifendes Einwuchern steriler Gewebemassen, die leichte Einbuchtung bei *Eria* vertieft sich und am Ende der Bucht greifen nach oben und unten weiterhin die sterilen Partien vor, es kommt zur Bildung zweier nur halb so großer Pollenmassen und dem schmalen verbindenden Streifen der gleichfalls aus Pollentetraden gebildeten Caudicula. Dabei sind sämtliche Pollenzellen, auch die der Caudicula, normal ausgebildet und wohl auch befruchtungsfähig; auffallend ist, daß in der Caudicula sich Pollenzellen fanden, bei welchen neben dem vegetativen Pollenschlauchkern bereits beide generative Kerne gebildet waren.

Es wird bei später zu betrachtenden Formen des öfteren zu zeigen sein, daß im Zusammenhang mit der Reduktion des sporogenen Gewebes an den Caudicularstellen eine Verbreitung der Tapetenschicht durch Bildung mehrerer Reihen von Tapetenzellen einsetzt; hier bei *Laelia* kommt es lediglich bei der nach innen gelegenen Tapete der Caudicula zu einer Streckung der einzelnen Zellen, ohne daß bereits eine Vervielfachung der Tapetenschicht im allgemeinen eintritt. Nur an einzelnen Stellen des Caudicularbandes findet sich in der innersten Schicht des sporogenen Gewebes öfters eine Zelle, die ihrer Lage nach dem sporogenen Gewebe zuzurechnen ist, ihrer Ausbildung nach mit dem typischen körneligen Plasma der Tapete, der Zwei- oder Vielzahl ihrer Kerne entschieden als Tapetenzelle anzusprechen ist. Wenn wir bei *Cattleya* die einesteils vielschichtige Tapete der Caudicula feststellen, andernteils die Caudicula nur aus einer einzigen Reihe von Zellen sporogenen Gewebes gebildet finden, während bei *Laelia* das Caudicularband noch vier bis sechs Zellreihen breit ist, liegt es nahe, an eine Umbildung von Pollenmutterzellen zu Tapetenzellen zu denken. Andernteils ist es ebenso möglich, die Sache als durch Korrelation bedingt aufzufassen. Dem Verfasser erscheint die Frage bedeutungslos; es steht fest, daß auch bei den übrigen Blütenpflanzen der Ursprung der Tapete kein einheitlicher ist, somit auch „der Begriff Tapetenzellen kein morphologischer, sondern ein funktioneller ist“ (Goebel, *Organographie* 1901, pag. 769); so ist es auch bedeutungslos, ob die bei den Orchideen oft mächtig entwickelte Tapete hervorgegangen ist aus Umbildung sporogenen Gewebes oder aus Umbildung sterilen Gewebes der Anthere im Zusammenhang mit starker Rückbildung des sporogenen Gewebes.

In der geöffneten Blüte liegt die ursprünglich aufrechte Anthere mit ihren geöffneten Theken, aus welchen die Pollinien hervortreten, dem Rostellum auf. Dabei sind die acht Halbpollinien durch die stark klebrigen Kaudikularbänder miteinander locker verbunden. Ein Insekt,

das bei seinem Einwandern in die Blüte, Anthere und Rostellum, welche durch den Konnektivflügel gedeckt sind, zunächst nicht berühren wird; wird erst wieder auf seinem Rückzug an die Klebmasse des Rostellums stoßen und im Vorbeistreifen daran sich mit Klebstoff behaften, um schließlich beim weiteren Rückzug die Anthere zu heben und die daraus hervorstehenden Pollinien mittels deren klebrigen Caudiculae sich anheften.

Schomburgkia undulata verhält sich in den Fällen, wo die Pollinien normal ausgebildet werden, wie *Laelia*. Auch hier kommt es zur Aufteilung jeden Polliniums in zwei Halbpollinien, die wieder durch ein Caudicularband verbunden sind; nur daß das sterile Gewebe, das zwischen der Caudicula und den Pollinienhälften eingeschaltet ist, in Gestalt äußerst feiner Stränge durch die sporogene Masse setzt, während umgekehrt die Caudicula eine noch ziemliche Breite besitzt; die Tapete zeigt rings um die Caudicula erheblich größere Zellen als sonst um die Pollinien-Hauptmasse herum, nur daß auch sie noch überall einschichtig ist; sämtliche Pollenzellen, auch die der Caudicula, sind normal entwickelt.

Daneben fanden sich in den ungefähr 20 untersuchten Blüten Antheren, in welchen die Pollinien zwar zum Teil normal, also in der oben geschilderten Weise ausgebildet waren, zum Teil aber auch so, wie es der linke Teil der Fig. 42 zeigt. Die Pollenmasse besteht aus einem schmalen Band an der Vorderseite der Anthere, das der Caudicula der übrigen Pollinien entspricht, und einer großen einheitlichen Partie, die nur in der Mitte hinten eine leichte Einbuchtung aufweist, ohne daß es zu einer Durchtrennung, wie bei den normalen *Schomburgkia*-Pollinien gekommen ist; so daß also eine Form vorliegt, die im wesentlichen übereinstimmt mit der Form des inneren Polliniums bei *Nephelephyllum*. Daneben fanden sich oft in der gleichen Theka, Pollinien, bei denen die Aufteilung der Pollenmasse noch einen Schritt weiterging, als es normal bei *Schomburgkia* der Fall ist (Fig. 42 rechte Hälfte); die Caudicula trägt drei Pollenmassen, außer den zwei großen oben und unten noch eine kleinere mittlere; hier ist also von hinten gegen das Pollinium das sterile Gewebe an zwei Stellen eingewuchert zur noch größeren Zerspaltung des sporogenen Gewebes führend als sonst gewöhnlich.

An *Laelia* und *Schomburgkia* schließen sich unmittelbar an eine ganze Anzahl ähnlicher Formen, von denen noch untersucht wurden die Gattungen *Sophronitis*, *Neolauchia* und *Isabelia*.

Von *Sophronitis cernua*¹⁾ stand nur aufgeblütes Material zur Verfügung; die Pollinien zeigten große Übereinstimmung mit dem Laeliatyp, so daß auf sie weiter einzugehen überflüssig erscheint.

Neolauchia pulchella ist insofern interessant, als sie einen klaren Übergang zeigt von der Form der Pollinien bei *Schomburgkia* und *Laelia* zu Pollinien, wie sie die bereits besprochene *Eria floribunda* und noch andere später zu erwähnende Formen aufweisen. Bei *Eria floribunda* wurde gezeigt, daß der Teil der Anthere, der schließlich zu höchst zu liegen kommt und in welchem die Umbiegung der Caudicularbänder erfolgt, nicht der morphologischen Spitze der Anthere entspricht, sondern daß es sich handelt um eine starke Hervorwölbung der Antherenvorderseite, die dann durch leichte Rückwärtsbiegung der Anthere noch weiter nach oben verlagert wird. *Neolauchia* gibt nun für diese Auffassung einen weiteren Beweis. Fig. 35 zeigt die aufrecht stehende Anthere im Längsschnitt; die Pollinienbildung ist annähernd dieselbe wie bei den übrigen Laelieen, nur die Vorderseite der Anthere statt senkrecht abzufallen ist bauchförmig vorgewölbt nach vorne ausgezogen, ihr folgt auch die Caudicula; es ist klar, daß von hier zu Formen, wie sie *Eria floribunda* und ähnliche geben, nur noch ein Schritt ist.

Isabelia virginalis (Fig. 36). Auch hier findet sich wieder die typische Ausbildung des *Laelia*-Polliniums kombiniert mit der starken Hervorwölbung der Antherenvorderseite. Wenn aber bei *Neolauchia* die Mitte der Anthere annähernd die Stelle stärkster Hervorwölbung darstellte, so ist hier die Vorwölbung stark nach oben verschoben, eine Eigentümlichkeit, die sich auch bei anderen Gruppen, z. B. den Phajinen, wiederholt.

Cattleyeae.

Die bisher betrachteten Gattungen aus der Gruppe der Laeliinen hatten alle gemeinsam, daß sich an Stelle eines einheitlich geschlossenen Polliniums zwei Halbpollinien, verbunden durch ein schmales Caudicularband, fanden; ihnen steht innerhalb der Gruppe ein anderer Formenkreis gegenüber, der seinen typischen Vertreter in der Gattung *Cattleya* findet.

Cattleya Bowringiana. Fig. 37 zeigt einen Längsschnitt durch die Anthere; sie ist im wesentlichen erfüllt von dem großen länglich eiförmigen Pollinium; diesem vorgelagert findet sich ein Caudicularband, dessen unteres Ende in Verbindung steht mit dem

1) Ldl.

eigentlichen Pollinium, sowohl das sporogene Gewebe der Caudicula mit denen der Pollinien-Hauptmasse, als auch die Tapete der letzteren mit der Caudiculartapete. Ein Querschnitt durch die Anthere zeigt im hinteren Teil der Anthere in jeder Theka die beiden großen Massen der eigentlichen Pollinien und diesen vorgelagert jeweils die dazu gehörige Caudicula. Dabei fällt hier, ebenso wie auf dem Längsschnitt die außergewöhnliche Breite der inneren Tapete der Caudicula auf. (s. Taf. X, Fig. 3).

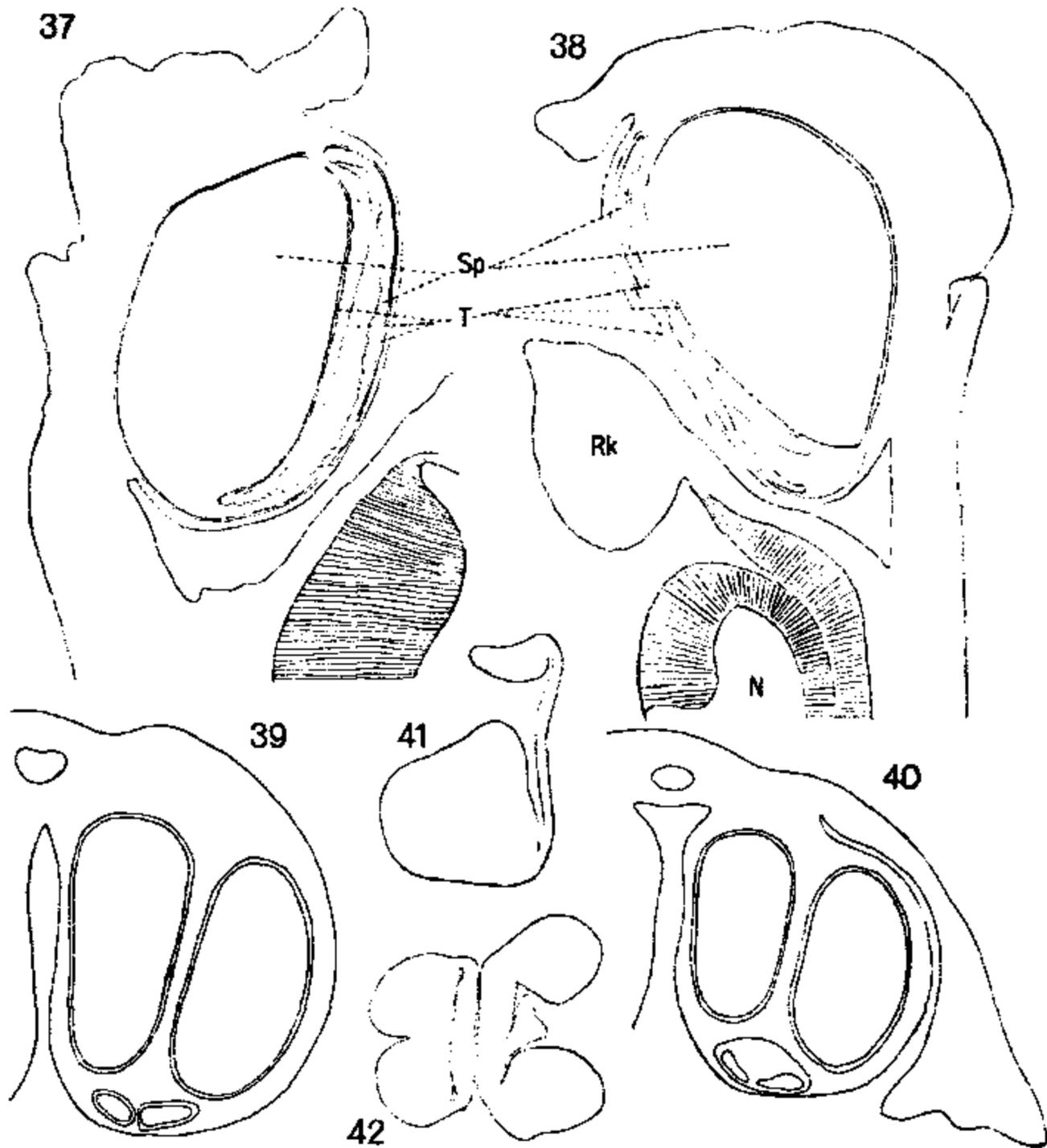


Fig. 37—40. **Laeliinae.**

37. *Cattleya Bowringiana* Veitch. Längsschnitt durch die Anthere.

41. *Laeliscattleya Wittiana* (*Cattleya labiata* Ldl. Pollinien. *Laelia cinnabarina* Batem.).

42. *Schomburgkia undulata* Ldl. Zwei Pollinien einer Theka.

38. *Encyclia adenocarpa* Schltr. Längsschnitt durch das Gynostemium einer Knospe.

39—40. — — Querschnitte durch eine Antherenhälfte.

39. — — In der Mitte.

40. — — Am unteren Ende der Pollinien.

Sp = sporogenes Gewebe.

T = Tapete.

Es fand sich bei den bislang besprochenen Formen überall an den Partien des sporogenen Gewebes, die als Caudiculae ausgebildet waren, durchwegs die Tapete verbreitert, nur daß die Verbreiterung zustande kam durch Zellvergrößerung der einschichtigen Tapete. Hier aber ist die große Mächtigkeit der Tapete erreicht durch Vielschichtigkeit. Es hat sich bei den bislang besprochenen Formen ferner gezeigt, daß überall da, wo die Vergrößerung der Tapete eintrat, eine deutliche Reduktion des sporogenen Gewebes damit parallel ging. Doch erschien dieses überall noch aus Pollenzellen gebildet, die sich hinsichtlich ihrer Ausbildung in nichts unterschieden von denen der Pollinien-Hauptmasse und somit wohl als funktionstüchtig anzusprechen sind. Bei *Cattleya* jedoch ist die Reduktion des sporogenen Gewebes soweit vorgeschritten, daß es innerhalb der Caudicula zur Ausbildung eines funktionstüchtigen Pollens nicht mehr kommt. Zwar findet auch hier noch die Reduktionsteilung statt, die gleichzeitig einsetzt mit der innerhalb der Pollinien-Hauptmasse. Später aber, wenn schon in den Pollenzellen der letzteren die Teilung in generativen und vegetativen Kern vollzogen ist, befinden sich die Caudiculartetraden noch im einkernigen Stadium und es ist bei der bereits jetzt aus der eigentümlichen Struktur von Plasma und Kern erkennbaren starken Depression nicht mehr wahrscheinlich, daß es überhaupt noch zu einer weiteren Teilung kommt.

Die Verhältnisse der fertigen Blüte gleichen in allem so sehr denen bei *Laelia*, daß auch die Pollenübertragung sicher hier wie dort auf die ganz gleiche Weise zustande kommt und es sich erübrigt, auf ihre Schilderung weiter einzugehen.

Mit *Cattleya* stimmt hinsichtlich der Ausbildung der Anthere im wesentlichen überein *Encyclia adenocarpa*. Das geht ohne weiteres hervor aus dem Längsschnitt durch die Anthere, den Fig. 38 wiedergibt. Es finden sich wieder die großen, die ganze Anthere im wesentlichen ausfüllenden Pollinien-Hauptmassen und ihnen vorgelagert jeweils eine Caudicula. Die letztere indes unterscheidet sich in ihrer Ausbildung von der von *Cattleya* insofern, als im alleruntersten Teil das sporogene Gewebe in der Caudicula ganz verschwindet und der sehr breiten Tapete Platz macht und die beiden Caudiculae jeder Theka, die zwar in ihren oberen Partien frei sind, sehr bald, wenn auch nicht mit ihrem sporogenen Gewebe, so doch mit ihrer Tapete in eins verschmelzen. Die Ausbildung der Pollenzellen konnte bei *Encyclia* infolge Materialmangels nur bis zum Synapsisstadium verfolgt werden, bis wohin die Zellen der Pollinien-Hauptmasse und der Caudicula keinen Unterschied erkennen ließen. Würde es auch hier letzten Endes wieder zu

Funktionsuntüchtigkeit des Caudicularpollens führen, so würde *Encyclia* auf dem von *Cattleya* eingeschlagenen Weg noch einen Schritt weiter gegangen sein. Beide Fälle wären ausgezeichnet durch Funktionsuntüchtigkeit des Caudicularpollens, bei *Encyclia* aber liegt insofern noch eine weitere Reduktion vor, als es im unteren Teile der Caudicula zur Ausbildung von sporogenem Gewebe überhaupt nicht mehr kommt.

*Epidendrum radicans*¹⁾ schließt sich hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien eng an die Gattung *Encyclia* an. Auch hier findet sich wieder die Zusammenfassung der zwei Caudiculae in der Theka durch Vereinigung der beiden Tapeten, auch hier kommt es in der alleruntersten Partie der Caudiculae nicht mehr zur Ausbildung von sporogenem Gewebe.

Wenn so im allgemeinen zwischen den beiden Formen Übereinstimmung herrscht, so ergibt sich ein Unterschied hinsichtlich der plasmatischen Verhältnisse in den Tapetenzellen. Während *Epidendrum* ähnlich wie *Cattleya* und die übrigen bisher untersuchten Formen Tapetenzellen mit feinkörnigem Plasma besitzt, zeigt *Encyclia* in seiner Tapete ein kristallhelles Plasma.

Es ist schon jetzt überaus wahrscheinlich, und wird durch die weitere Darstellung noch wahrscheinlicher zu machen sein, daß wir in den Tapetenzellen und vornehmlich in denen, die durch Volumenvergrößerung oder Schichtenverstärkung auffallen, die Trägerinnen jener Klebstoffe zu sehen haben, die unter dem Namen Viszin bisher zusammengefaßt wurden. Ob sich auf Grund der verschiedenen plasmatischen Beschaffenheit der eben beschriebenen Tapeten schließen läßt auf eine chemische Verschiedenheit des von ihnen gelieferten Viszins, muß dahingestellt bleiben.

Am Ende der Betrachtung der zur Untersuchung zur Verfügung stehenden Laeliinen gelangt, ergibt sich die Frage, ob es möglich ist, die beiden hier geschilderten Typen, deren einen Repräsentanten wir in *Laelia*, deren anderen in *Cattleya* sehen können, miteinander in Zusammenhang zu bringen und ob verwandte Formen einen Übergang zwischen den beiden bilden. Daß der allgemeine Ausgangspunkt der hier vorliegenden Formen wieder in einem einheitlich geschlossenen Pollinium zu sehen ist, ist einerseits durch die Übereinstimmung der Pollinien von *Laelia* und *Schomburgkia* mit denen von *Nephelephyllum*, andererseits durch die Ableitung des *Nephelephyllum polliniums* von einheitlich geschlossenen Pollinien genügend bewiesen. Ein weiterer

1) Pav.

Beweis ergibt sich aus der Gattung *Leptotes*. Hier findet sich nach den Angaben bei Pfitzer in jeder Theka außer einem geteilten Pollinium, ähnlich dem von *Laelia*, noch ein einheitlich geschlossenes Pollinium.

Nun ist bei Betrachtung der früheren Formen gezeigt worden, daß die Bildung eines nicht mehr einheitlich geschlossenen Polliniums zustande kommt durch Einwucherung sterilen Gewebes, in die ursprünglich einheitliche Masse sporogenen Gewebes. Indem diese Einwucherung in den bisher betrachteten Fällen jeweils in der Mitte des Pollenfaches stattfand, resultierten Pollinien, deren beide Hälften annähernd gleich groß waren. Stellen wir uns vor, es fände die Einwucherung sterilen Gewebes nun nicht gerade in der Mitte des Polliniums statt, so wie das bei den Formen um *Laelia* im allgemeinen der Fall ist, so müßte erster Schritt in dieser Richtung sein, das Zustandekommen eines Polliniums mit einem etwas größeren und einem etwas kleineren Halbpollinium. Das ist, wenn wir die Sache genau untersuchen, schon der Fall bei *Laelia* selbst; es ist hier das der Antherenspitze zugewandte Halbpollinium ein wenig kleiner wie das Halbpollinium im unteren Teil der Anthere, und wenn die Stelle der Einwucherung sterilen Gewebes nun ganz gegen die Spitze des Polliniums verschoben wird, so wird sich schließlich eine Form ergeben, die der des *Cattleya*-Polliniums entspricht.

Übergänge finden sich bei weiteren Arten. Der Bastard *Laelio-cattleya Wittiana* (*Cattleya labiata* × *Laelia cinnabarina*) besitzt Pollinien, deren untere Hälfte gut doppelt so groß ist wie die obere (Fig. 41). Ähnliche Fälle scheinen nach den Angaben Pfitzers vorzuliegen bei den Gattungen *Brassavola* und *Homalopetalum*; auch hier sollen je ein kleineres und ein größeres Pollinium einer Caudicula angeheftet sein. Schließlich scheinen die Gattungen *Hormidium* und *Lanium* hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien sich *Cattleya* zu nähern; nur liegt, soviel nach den Angaben Pfitzers sich vermuten läßt, gegenüber *Cattleya* insofern eine Reduktion vor, als offenbar die Caudicula hier nicht die Länge des zugehörigen Polliniums erreicht, wie das ja bei *Cattleya* der Fall ist, sondern nur als kurzer Stummel dem Pollinium angefügt ist (Pollinien fast ohne Anhängsel).

Mit einer derartigen Form wäre dann beinahe das angenommene Ausgangsstadium erreicht; es ist nur die Annahme eines völligen Schwundes der bei *Hormidium* und *Lanium* sehr reduzierten Caudicula zu machen, um schließlich wieder zu einem einheitlich geschlossenen Pollinium zu gelangen.

Ponerinae.

Innerhalb dieser Gruppe finden sich Formen, die sich hinsichtlich der Ausbildung ihrer Pollinien eng anschließen an bereits behandelte Gruppen. Das ist der Fall bei

Arpophyllum giganteum. Wie der Längsschnitt (Fig. 46) durch die Anthere zeigt, weist die Gattung enge Übereinstimmung mit *Eria floribunda* auf. Auch hier findet sich wieder die Aufteilung der vier Pollinien in je zwei Halbpollinien, die durch ein schmales Band sporogenen Gewebes verbunden sind. Die Frage betreffend, ob diejenige Stelle der Anthere, an welcher das die zwei Halbpollinien verbindende Band umbiegt, als Spitze oder weit vorgezogene Mittelpartie der Anthere anzusehen ist, so lieferte die Entwicklungsgeschichte den Beweis für die

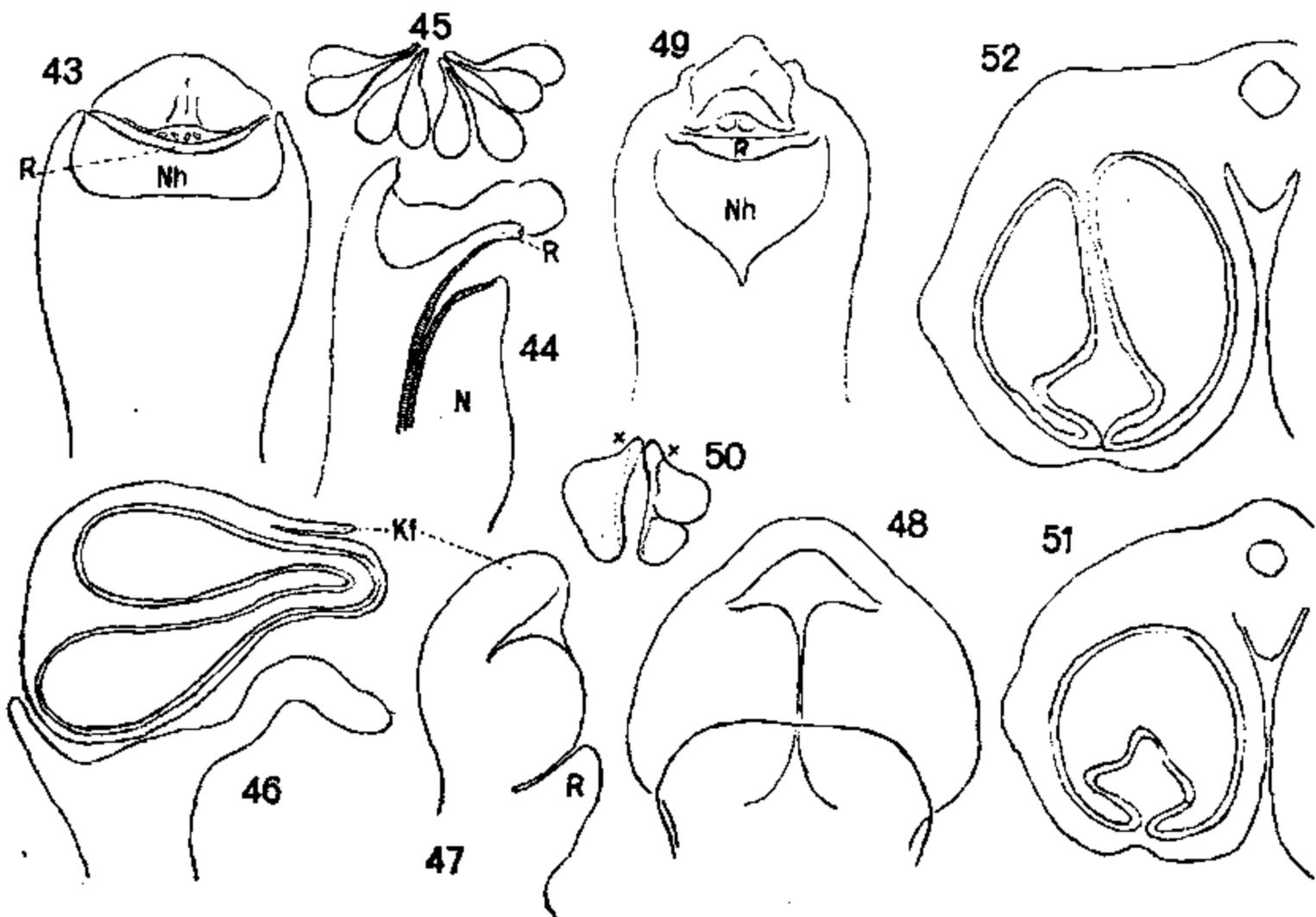


Fig. 43—52. Ponerinae.

- 43—48. *Arpophyllum giganteum* Lell.
 43. — — Gynostemium einer geöffneten Blüte, von vorn.
 44. — — Desgl., Längsschnitt, Anthere abgenommen.
 45. — — Die vier Pollinien einer Anthere. 43—45 in gleicher Vergr.
 46. — — Längsschnitt durch die Anthere einer Knospe.
 47. — — Sehr junges Stadium } der Entwicklungsgeschichte der Anthere.
 48. — — Etwas älteres Stadium }
 49—52. *Coelia bella* Rehb.
 49. — — Gynostemium einer geöffneten Blüte, von vorn.
 50. — — Pollinien einer Theka freipräpariert. Gleiche Vergr.
 51—52. — — Querschnitte durch eine Antherenhälfte.
 51. — — Am oberen Ende der Pollinien.
 52. — — Ungefähr im ersten Drittel der Höhe der Pollinien.

Richtigkeit der letzteren Auffassung. Fig. 47 und 48 zeigen deutlich, die zunächst fast noch vollständig aufrechte Anthere mit dem noch aufrechten, kräftig entwickelten Konnektivflügel, während auch hier bereits der Teil der Anthere, der das sporogene Gewebe trägt, stark vorgezogen ist.

Die Gattung ist ferner beachtenswert durch die Art der Rostellausbildung. Während sonst die Rostellklebmasse stets einen großen Teil der oberen Partie der der Anthere abgewandten Seite des Rostellums einnimmt, ist hier das Auftreten der klebstoffliefernden Zellen beschränkt auf die kleine Partie unmittelbar an der Rostellspitze (Fig. 44). Auch sonst ist die Umbildung des Rostellums nicht so bedeutend, man dürfte sich nur das Rostellum statt über die Narben nach der anderen Seite hin umgeschlagen und etwas verschmälert und verkürzt denken, um eine völlige Übereinstimmung mit den beiden funktionstüchtigen Narben zu erhalten. Auffallend ist übrigens bei dieser Gattung der äußerst enge Narbeneingang. Zwar scheint sich das Rostellum nach Abnahme der Pollinien leicht nach oben zu krümmen und so die Öffnung in die Narbenhöhle ein wenig zu erweitern, andernteils ist selbst dann noch die Öffnung so klein, und vor allem die Narbenschleimmasse so sehr versteckt, daß, falls hier die Pollenübertragung überhaupt stattfindet, die Pollinien förmlich in die Narbenhöhle hineingestopft werden müssen, um mit den Narben in Berührung zu kommen.

*Coelia triptera*¹⁾ schließt sich hinsichtlich der Ausbildung des Polliniums ganz an *Arpophyllum* an, so daß darauf weiter einzugehen überflüssig erscheint. Dagegen sei *Coelia bella* eingehender besprochen. Was zunächst die fertigen Pollinien betrifft, so besitzt jede Theka je ein aus einer einheitlichen Masse von Pollenzellen gebildetes Pollinium neben einem, bei dem es innerhalb der Pollenmasse wieder zur Durchteilung in zwei Hälften kommt, wobei allerdings die Einwucherung des sterilen Gewebes nur horizontal verläuft und nicht auch noch in vertikaler Richtung erfolgend eine Trennung in Caudicula und eigentliches Pollinium verursacht. Immerhin könnte man auch hier, wenn auch nicht im Sinne einer räumlichen Trennung von einer Art von Caudicula sprechen. Der Querschnitt (Fig. 52) zeigt deutlich, wie die Pollinien-Hauptmasse nach vorn zu sich plötzlich ganz bedeutend verschmälert, während die Tapete ein wenig an Umfang gewinnt. In der Art, wie hier die Pollentetraden, nur locker zusammengefügt aneinanderhaften, ist eine weitere Übereinstimmung mit den bisher be-

1) Cogn.

trachteten Caudiculae zu sehen. Dabei erinnert der Querschnitt in Fig. 52 sehr an den Querschnitt durch die Anthere von *Nephelephyllum* (Fig. 26—28); es bedarf bei *Coelia*, an der Stelle, wo das sporogene Gewebe so plötzlich sich so stark verschmälert, nur eines völligen Obliterierens des sporogenen Gewebes, um das *Nephelephyllum*-Pollinum und damit die Caudiculabildung zu erreichen.

Abgesehen von dieser primitiven Ausbildung der Caudicula ist *Coelia bella* noch dadurch interessant, daß bei ihr im obersten Teil der Anthere die Vereinigung der beiden Pollinien jeder Theka an deren hinteren Flanken stattfindet. Der Querschnitt Fig. 51 zeigt deutlich, wie an den hinteren Enden der beiden Pollinien die Vereinigung des sporogenen Gewebes zu einer einheitlichen Masse zustande gekommen ist. Diese Verbindung ist bei der Präparation der beiden in Fig. 50 abgebildeten Pollinien getrennt worden; die beiden X...X bezeichnen die Stelle der ursprünglichen Vereinigung.

Phajinae.

Hinsichtlich der Ausbildung des Gynostemiums zeigen die Gattungen der Phajinae viel gemeinsame Züge mit denen der Laeliinae. Was zu-

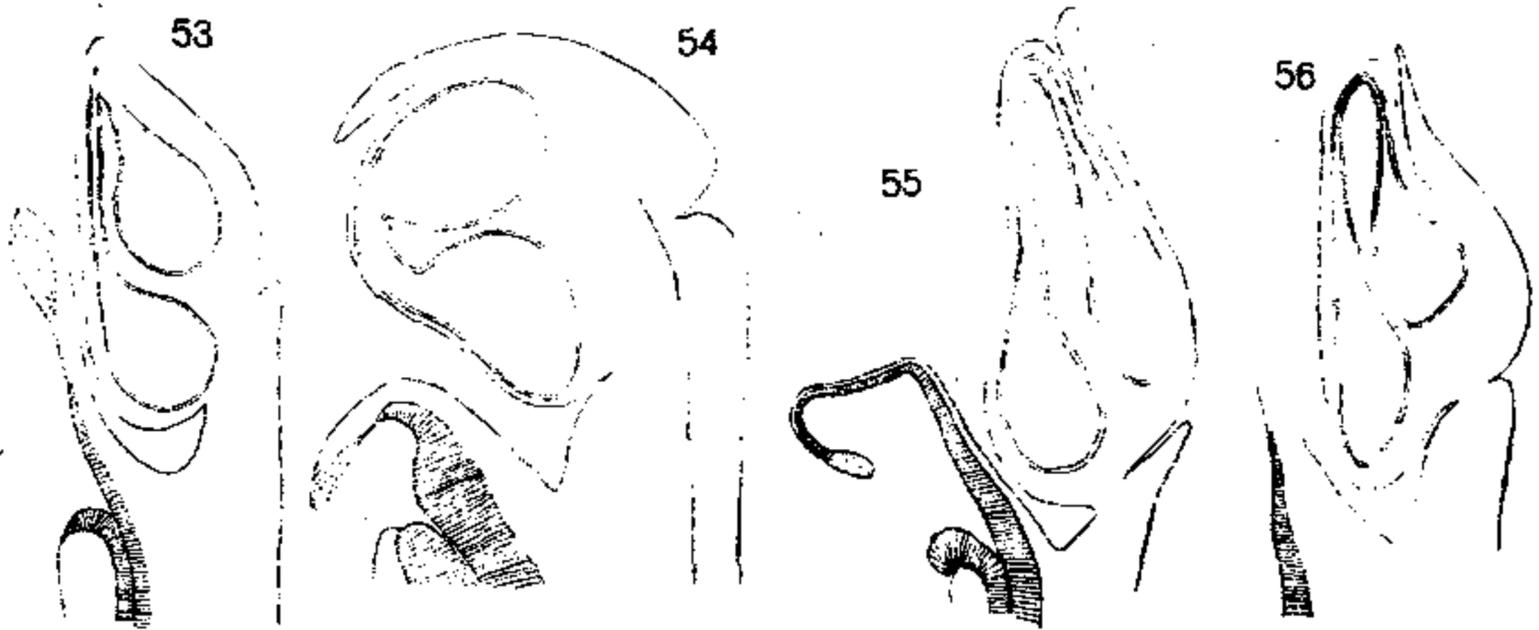


Fig. 53—56. Phajinae.

53. *Phajus Wallichii* Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium.
 54. *Chysis bractesceus* Ldl. Desgl.
 55. *Calanthe pulchra* Ldl. Desgl.
 56. *Acanthephippium sylhetense* Ldl. Desgl.

nächst die Art und Weise der Pollenanheftung an ein die Blüte besuchendes Insekt und die Übertragung des Pollens auf die Narbe einer anderen Blüte betrifft, so herrscht hierin, worauf auch Darwin hingewiesen hat, weitgehende Übereinstimmung. Auch hier wird infolge der Deckung von Pollinien und Rostellum durch den Konnektivflügel der Anthere das Insekt erst auf seinem Rückzuge aus der Blüte mit der

Klebmasse des Rostellums in Berührung kommen, sich damit behaften und bei weiterem Aufbiegen des Rostellums auch die Anthere aufbiegen und an den offenen, die Pollinien mit der Caudicula nach außen darbietenden Theken vorbeistreichend sich die Pollinien anheften. Dabei wird auch hier die Anheftung der Pollenmasse, abgesehen von der Wirksamkeit der Rostellklebmassen, wesentlich gefördert durch die starke Klebrigkeit und Schmiegsamkeit der Caudiculae, zu deren Bildung es auch hier wieder kommt.

Phajus Wallichii zeigt in der Ausbildung der Pollinien noch viel Übereinstimmung mit den Formen um *Laelia*; auch hier (Fig. 53) findet die Aufteilung jedes Polliniums in zwei Hälften statt, nur daß die untere Hälfte ganz allmählich sich zuspitzend in die Caudicula übergeht, während im oberen Teil ähnlich wie bei *Laelia* das Pollinium mit spitzem Winkel an die Caudicula ansetzt; dabei ist die Caudicula noch über die Anheftungsstelle des Polliniums hinaus ausgedehnt.

Klar und an bekannte Formen anknüpfend liegen die Verhältnisse auch bei *Acanthephippium sylhetense*. Der Längsschnitt, den Fig. 56 wiedergibt, zeigt viele Übereinstimmung mit dem von *Isabelia virginalis*. Es ist anlässlich der Betrachtung dieser Form bereits darauf hingewiesen worden, daß die Gestaltung ihrer Anthere einen Übergang bildet zu Formen mit sehr extremen Entwicklung in der Vor- und Aufwölbung der Antherenvorderseite. Es läßt sich *Isabelia* selbst unschwer durch die Brücke über *Neolauchia* von Formen, wie sie *Laelia* selbst vertritt, ableiten. Es handelt sich bei *Isabelia* um eine Anthere, deren Vorderseite, besonders im oberen Teil stark im Wachstum gefördert, weit vorgewölbt ist. Bei *Acanthephippium* ist die Sache ins Extrem getrieben; der obere Teil der Anthere ist dermaßen stark gegenüber dem unteren Teil entwickelt, daß er, bei rein vertikaler Stellung der Anthere, in der Knospe nicht Platz fände; es tritt eine erhebliche Rückwärtsbiegung der Anthere ein und der obere Teil der morphologischen Vorderseite der Anthere wird zur Spitze. Gleichzeitig tritt eine bedeutende Verlängerung des Konnektivflügels ein.

Calanthe pulchra zeigt ähnliche Verhältnisse; auch hier ist die Anthere stark nach rückwärts gebogen, auch hier entspricht die scheinbare Antherenspitze in Wirklichkeit der weit ansgezogenen Vorderseite der Anthere (Fig. 55).

Übrigens wird die in der Knospenlage nach hinten übergeneigte Stellung der Anthere in der fertigen Blüte nicht behalten. Es wurde bereits mehrfach gezeigt, daß in der fertigen Blüte die Anthere sich gegen das Rostellum neigt; das ist auch hier der Fall. Es handelt sich eben,

bildlich gesprochen, letzten Endes immer darum, die Caudiculae, die, vermöge ihrer erhöhten Klebrigkeit und infolge ihrer fädigen Beschaffenheit, leichter an den die Blüte besuchenden Tieren haften bleiben als die große Masse der Pollinien, möglichst unmittelbar über die Klebmasse des Rostellums zu bringen, eine Lage, die in all den Fällen, wo das Rostellum annähernd wagrecht zur Längsachse des Gynostemiums liegt, gewöhnlich durch die Neigung der Anthere gegen das Rostellum erreicht wird.

Daneben zeigen die Verhältnisse bei *Isabelia*, *Acanthephippium* und *Calanthe* mit eindringlicher Deutlichkeit die Korrelation, die besteht zwischen der Anthere und dem Rostellum einerseits, andererseits auch zwischen den einzelnen Teilen dieser Organe. Entsprechend der großen Vorwölbung der Antherenvorderseite ist einerseits auch das Rostellum mächtig weit ausgezogen, andererseits entsprechend der mit der weiten Vorwölbung der Antherenvorderseite verbundenen Exposition der Caudiculae ist auch der Konnektivflügel an der Anthere wie ein schützendes Dach weit ausgezogen.

Bezüglich der Klebmasse, so ist sie bei *Calanthe*, wie auch bei den übrigen Phajinen nicht verschieden von allen bisher betrachteten Formen; es handelt sich in sämtlichen Fällen auch hier wieder um die Bildung einer lockeren flackigen Masse. Wenn Darwin von einer *Vandee Calanthe masuca* spricht, deren Rostellklebmasse sich als Ganzes mitsamt den Pollinien entferne, so handelt es sich bei dieser Form sicher nicht um eine *Calanthe*-Art, in der Fassung der Gattung entsprechend der modernen Nomenklatur, sondern wohl um eine Form, die zu der Gruppe der Glomerinen zu stellen ist.

Chysis bractescens. Wenn bei den bisher untersuchten Vertretern der Gruppe die Form der Pollinien sich leicht von den Verhältnissen bei den Laeliinen ausgehend verstehen läßt, so bietet die jetzt zu betrachtende Gattung einen etwas komplizierten Fall dar. Pfitzer spricht von acht Pollinien, die sehr eigentümlich geformt einer breiten Platte aus Caudicularsubstanz aufliegen. Das ist schon insofern nicht richtig, als „die Platte aus Caudicularsubstanz“ gar kein einheitliches Gebilde ist, sondern zustande kommt durch Verklebung der beiden Caudiculae, welche die zweimal zwei Halbpollinien jeder Theka verbinden und welche unter sich, nach Öffnung der Anthere, leicht verkleben, wie das übrige auch bei den Caudiculae einer *Laelia* oder *Cattleya* oder ähnlicher Formen der Fall ist. Nun ist die Ausbildung der Caudiculae hier allerdings insofern von der bei *Laelia* verschieden, als es sich hier nicht handelt um ein bandartiges Stück sporogenen

Gewebes, das rings umgeben ist von einer mehr oder minder breiten Tapetenschicht, sondern als bei *Chysis* das Pollinium, ebenso wie es bei *Coelia bella* der Fall war, sich ganz allmählich nach vorne verschmälert, während die Tapete eben an diesen Stellen etwas an Größe zunimmt, um letzten Endes eben diesen Stellen wieder erhöhte Klebrigkeit zu verleihen. Dazu kommt noch, daß an den Stellen, wo die Verschmälerung sich zeigt, zugleich auch die Auflockerung in der Pollenmasse beginnt; nicht derart zwar, daß, ähnlich wie das bei den Polychondreen der Fall ist, die einzelnen Tetraden unter sich ohne festere Verbindung sind, sondern in dieser Weise, daß größere Bruchstücke zusammenhängender Tetradenmassen untereinander die Verbindung verlieren. Es ist somit das einzelne Pollinium ein von hinten her tief eingebuchtetes Gebilde, dessen vordere Hälfte, von äußerst lockerem Gefüge und in Zusammenhang mit der Verbreiterung der Tapete größerer Klebrigkeit ist, und somit caudicularen Charakter besitzt, ohne daß es hier zu einer präzisen Trennung in Pollinium und eigentliche Caudicula gekommen wäre.

Pleurothallidinae.

Die Gruppe ist insofern vom Interesse, als sie im Verhältnis zu den bisher betrachteten Formen schon was die Blütenform im allgemeinen betrifft, als stark abgeleitet zu betrachten ist, und daß mit dieser besonderen Entwicklung der Gesamtblüte parallel geht eine eigentümliche Entwicklung der Pollinien, mit der sich noch eine erhebliche Reduktion des sporogenen Gewebes verbindet.

Es ist den bisher betrachteten Formen allen gemeinsam gewesen die kräftige Entwicklung des medianen Petalums, der Lippe, im Gegensatz zu der im allgemeinen gleichmäßigen Gestaltung der übrigen Perigonblätter, die nur bei den Laeliinen allmählich zu einer größeren Ausbildung der seitlichen Petalen gegenüber den Sepalen führte. Bei den Pleurothallidinen dagegen zeigt sich in der charakteristischen Ausbildung der Blüte, der kräftigen die ganze Gestalt der Blüte bestimmenden Entwicklung der Sepalen und der starken Reduktion der seitlichen Petalen und sogar der Lippe, deutlich die Entwicklung nach einer bestimmten, von der der bisher betrachteten Formen abweichenden Richtung. Hand in Hand mit dieser Entwicklungsrichtung der Blüte im allgemeinen geht im besonderen noch eine abweichende Ausbildung der Pollinien. Dabei ist beachtenswert, daß die Gattung *Octomeria*, eine Form der Pleurothallidinen, die den bisher betrachteten Gruppen, und besonders den Laeliinen noch verhältnismäßig nahesteht und von manchen Systematikern,

nach des Verfassers Ansicht allerdings nicht mit Recht, sogar der Gruppe nicht mehr zugerechnet wird, ebenso hinsichtlich der morphologischen Verhältnisse der Blüte im allgemeinen, als auch hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien im besonderen eine Übergangstellung einnimmt.

Octomeria grandiflora. Die Gattung ist bekanntlich ausgezeichnet durch die gleichmäßige Ausbildung der Sepalen und lateralen Petalen, nähert sich also noch den zuletzt betrachteten Formen. Das ist der Fall auch hinsichtlich der Ausbildung ihrer Pollinien. Die Anthere (Fig. 57) zeigt wieder die tief geteilten Pollinien, wie sie in

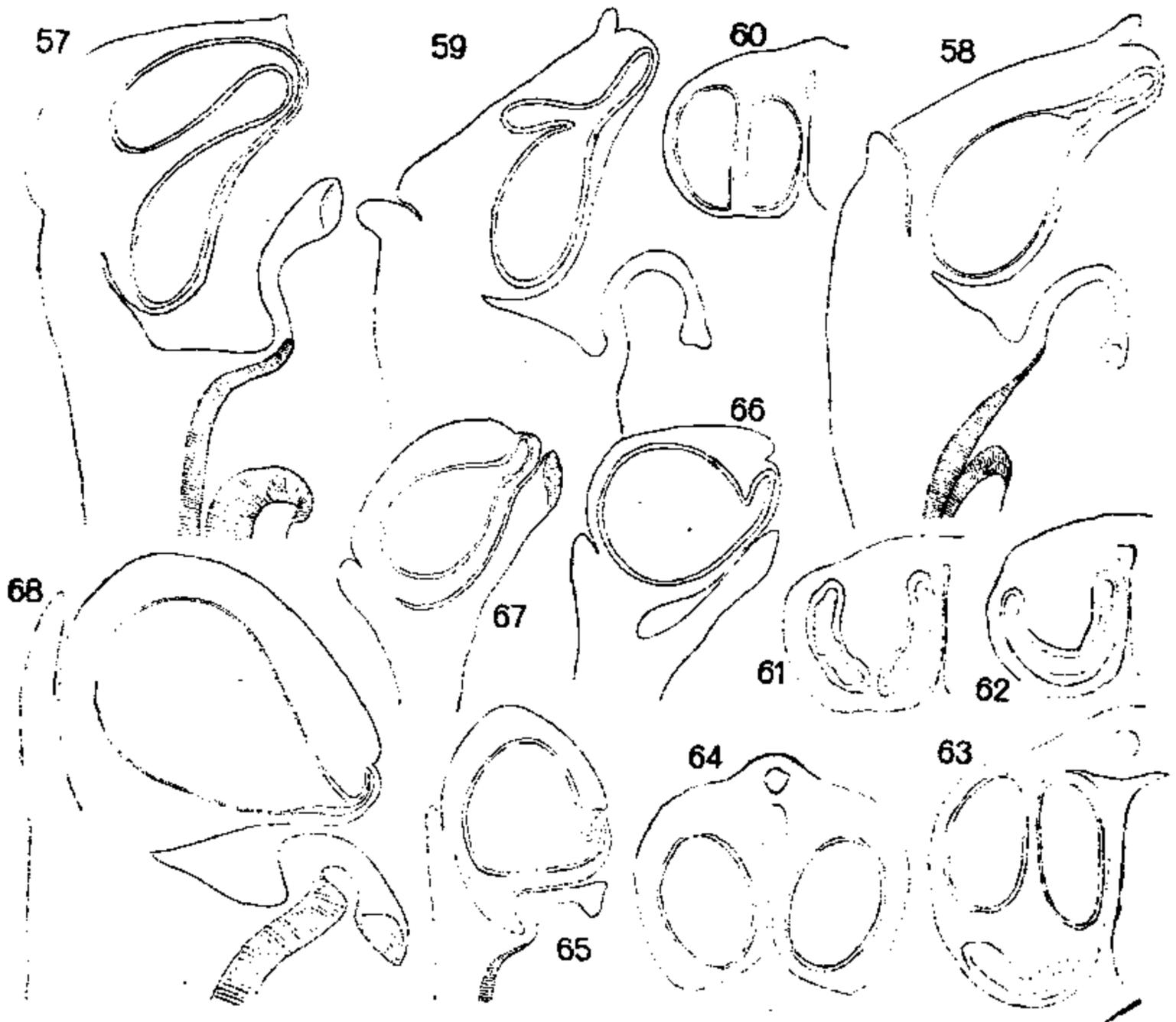


Fig. 57—68. Pleurothallidinae.

- 57 u. 63. *Octomeria grandiflora* Ldl.
 57. Längsschnitt durch das Gynostemium.
 63. Querschnitt durch die Anthere in ungefähr zwei Drittel der Höhe.
 58—62. *Restrepia autennifera* H.
 58—59. Längsschnitte durch das Gynostemium.
 60—62. Querschnitte durch die Anthere, in verschiedener Höhe, von unten nach oben.
 64 u. 67. *Stelis micrantha* Sw. (Fig. 60 weniger stark vergr. als Fig. 61 und 62.
 64. Querschnitt durch die Anthere.
 67. Längsschnitt durch das Gynostemium.
 66. *Pleurothallis crassipes* Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium.
 65. *Scaphosepalum ochthodes* Pfitzer. Desgl. durch das Gynostemium.
 68. *Masdevallia macrura* Rehb. Desgl.

den zuletzt betrachteten Gruppen sich immer wieder fanden. Dabei ist auch hier kein Zweifel, daß die Stelle, an der die Caudicularbänder, welche die Halbpollinien verbinden, umbiegen, wieder nicht der morphologischen Spitze der Anthere, sondern dem oberen vorgezogenen Teil der Antherenvorderseite entspricht. Das geht unmittelbar durch Vergleich mit entsprechenden Formen der früher betrachteten Gruppen, nicht zuletzt auch aus der charakteristischen Stellung des Konnektivflügels hervor.

Querschnitte durch die Anthere zeigen, daß die beiden Pollinien einer Theka da, wo sie sich zu den Caudicularbändern verschmälern, in eins zusammenfließen (Fig. 63); eine derartige Vereinigung der Pollinien einer Theka durch Verschmelzung der Caudiculae war bei mehreren der bisher untersuchten Formen bereits vorhanden; vgl. *Eria javanica*, *Epidendrum* und *Encyclia*; überall handelt es sich indes nur um ein Zusammenfließen der beiden Caudiculartapeten. Hier bei *Octomeria* dagegen ist es auch zu einer Vereinigung des sporogenen Gewebes selbst gekommen. Theoretisch ist die Sache insofern von Bedeutung, als wir einen Vorgang, der uns bei *Coelia bella* begegnete und der bei den Formen der dritten Hauptgruppe immer wieder sich finden wird, die Verschmelzung der beiden Pollinien einer Theka bereits hier angedeutet sehen.

Restrepia antennifera. Die Gattung steht insofern *Octomeria* noch nahe, als sich auch bei ihr im Gegensatz zu den meisten übrigen Pleurothallidinen die Pollinien noch in Vierzahl (Fig. 60 und 61) finden. Auch hier tritt wieder in dem kaudikularartig verlängerten Teil des Polliniums die Verschmelzung des sporogenen Gewebes auf, ganz ebenso, wie das für *Octomeria* gezeigt wurde (Fig. 62).

Was die Form der Pollinien betrifft, so ergibt der Vergleich des Längsschnittes in Fig. 58 mit dem der Anthere von *Octomeria* (Fig. 57) ohne weiteres, daß es sich bei *Restrepia* um eine Form handelt, die im Vergleich zu *Octomeria* als stark reduziert anzusehen ist. Vergleicht man die relative Größe der beiden Antheren, so ergibt sich ohne weiteres, daß die Anthere von *Restrepia* erheblich schmaler und kleiner ist, als die von *Octomeria*, eben gerade um den Teil, den die bei *Restrepia* fehlende obere Hälfte des *Octomeria*-Polliniums eingenommen hätte. Daß das *Restrepia*-Pollinium nur der einen und unteren Hälfte des *Octomeria*-Polliniums entspricht, erscheint somit äußerst wahrscheinlich.

In den untersuchten Antheren fanden sich, und zwar jeweils auf der Innenseite der Theka, Pollinien von der Form, wie sie Fig. 59

wiedergibt. Ob es sich hierbei um irgendwelche Anomalien handelt, oder, was wahrscheinlicher ist, um den letzten Hinweis auf eine im phylogenetischen Sinne ursprünglich beträchtlichere Größe des sporogenen Gewebes des Polliniums muß dahingestellt bleiben.

Den nun folgenden Formen ist gemeinsam die Reduktion der Pollinien auf je eines innerhalb einer Theka (Fig. 64).

Was die Gestalt der Pollinien betrifft, so schließt sich *Stelis micrantha* (Fig. 67) am meisten an die bei *Restrepia* gefundene Form an; auch hier läuft das Pollinium wieder in eine schmale Spitze aus, während gleichzeitig die Tapete sich etwas verbreitert, auch hier liegt der Gedanke nahe, in dem Pollinium von *Stellis* wieder die noch erhaltene untere Hälfte des *Octomeria*-Polliniums zu sehen.

Es muß diese Annahme natürlich solange lediglich Annahme bleiben, bis es gelingt eine Form zu finden, die einen klaren Übergang zwischen beiden Formen bildet. Anderenteils hat die oben gegebene Annahme einer Reduktion von vornherein viel Wahrscheinlichkeit für sich; wenn man bedenkt, daß auch die Pollinien in ihrer Gesamtzahl auf zwei reduziert sind, eine Eigentümlichkeit, die auch sonst bei der Mehrzahl der Vertreter der Gruppe sich findet, so ist die Annahme, daß die Gruppe in ihrer Gesamtheit Reduktionstendenz aufweist, gerechtfertigt. Schließlich spricht auch die — natürlich relativ aufzufassen — geringe Größe der Anthere wieder für die Reduktion. Bei der erheblich geringeren Größe der Anthere bleibt, bildlich gesprochen, gar kein Platz mehr für die bei *Octomeria* noch vorhandene zweite und obere Hälfte der Pollinien.

Pleurothallis crassipes gehört im Gegensatz zu einer Anzahl anderer *Pleurathallis*-Arten, deren Anthere noch vier Pollinien besitzt, zu der Gruppe mit nur zwei Pollinien. Die Form der Pollinien betreffend, so weicht die Gattung insofern von *Stelis* und *Restrepia* ab, als man von einer eigentlichen Reduktion des sporogenen Gewebes nicht sprechen kann. Ein Vergleich der *Pleurothallis*-Anthere (Fig. 66) mit der von *Restrepia* (Fig. 58) zeigt ohne weiteres die relativ erheblichere Ausdehnung des sporogenen Gewebes in der Anthere der ersteren. Nun handelt es sich bei *Pleurothallis* zweifellos, ebenso wie bei *Restrepia* und *Stellis*, — und die Sache gilt auch für die noch zu besprechenden Gattungen *Masdevallia* und *Scaphosepalum*, — um die völlige Rückbildung der oberen Hälfte eines ursprünglich wie bei *Octomeria* tief geteilten Polliniums. Dafür spricht der kleine Kaudikularstummel am vorderen Ende des Polliniums. Nur ist hier nicht von einer direkten Reduktion zu sprechen, in dem Sinne, daß sporogenes

Gewebe völlig unterdrückt worden wäre und sich nur ein Gebilde erhalten hätte, das nicht nur nach seinem morphologischen Wert, sondern auch an Größe nur der Hälfte eines *Octomeria*-Polliniums — die Größenverhältnisse natürlich nur relativ genommen — entspricht, sondern im Zusammenhang mit der Rückbildung des oberen Halbpolliniums hat die Masse des sporogenen Gewebes des unteren allein noch erhaltenen an Umfang und Größe zugenommen.

Es liegt also hier ein Fall vor, welcher der der Pollinienumbildung bei den Laeliinen völlig parallel geht. Auch dort entsprach das *Cattleya*-Pollinium morphologisch dem unteren Halbpollinium von *Laelia*; aber auch dort konnte nicht von einer eigentlichen Reduktion die Rede sein, insofern, als die Masse des *Cattleya*-Polliniums wieder der der beiden *Laelia*-Halbpollinien relativ entsprach, und insofern, als bei den Übergangsformen, wie *Laelio-Cattleya* und anderen in eben dem Maße, als das obere Pollinium sich verkleinert, das untere an Größe zunimmt.

An *Pleurothallis* schließen sich unmittelbar die Gattungen *Scaphosepalum* und *Masdevallia* an. Untersucht wurden *Scaphosepalum ochthodes* (Fig. 65) und *Masdevallia macrura* (Fig. 68). Die Form der Pollinien gleicht vollständig der von *Pleurothallis*. Was die Stellung der Anthere betrifft, so fällt im Verhältnis zu *Pleurothallis* die starke Vorneigung auf. Was in so zahlreichen Gruppen sich immer wieder findet, daß die in der Knospelage aufrechte Anthere sich schließlich, in der geöffneten Blüte, annähernd horizontal über das Rostellum lagert, findet sich hier bereits in der Knospe erreicht durch eine entwicklungsgeschichtlich sehr früh zustandekommende Vornüberbiegung der Anthere.

Es liegt schließlich die Frage nahe, ob in den Caudicularstücken, die innerhalb der Gruppe der *Pleurothallinen* so konstant sich erhalten, lediglich Gebilde vorliegen von dem Charakter eines Rudiments, denn um solche handelt es sich nach den obigen Ausführungen zweifellos, oder ob diesen Rudimenten auch eine biologische Bedeutung zukommt.

Betrachtet man das Gynostemium z. B. einer geöffneten *Masdevallia*-Blüte, so zeigt sich, wie aus der Anthere, die auf dem stark übergebogenen Rostellum liegt, die beiden Caudicularstummel ein wenig vorstehen. Denkt man sich nun, ein Insekt stieße auf seinem Rückzuge aus der Blüte an das Rostellum, so wird es das Rostellum bei seinem Aufwärtswandern nach oben biegen, wird in eben dem Maße, als es das Rostellum hebt, auch die darüber lagernde Anthere heben, derart, daß schließlich das vordere Ende des Rostellums unmittelbar unter der

Spitze der Anthere und den daraus hervorstehenden Caudiculae sich befindet. Damit ist der Moment gegeben, in dem das mit der Rostellklebmasse beschmierte kleine Insekt an den Caudiculae der Pollinien anstreicht und sie entfernt. Es unterliegt dabei keinem Zweifel, daß die Anheftung der Pollinien an das Insekt leichter vor sich geht, wenn es sich nicht handelt um einfach eiförmige Körper, die resultieren würden, wenn die letzten Kaudikularrudimente schwänden, sondern, wenn die geschlossenen Pollinienmassen mit einem fadenförmigen Gebilde versehen sind, das obendrein mit erhöhter Klebrigkeit ausgezeichnet, sich so viel leichter dem behaarten Insektenkörper anheftet. Aus solchen Gesichtspunkten heraus mag es wohl begreiflich erscheinen, daß in so zahlreichen Gruppen auf allen möglichen Wegen die Bildung einer Caudicula erreicht ist und festgehalten wird, eben als ein Faktor von biologischem Werte.

Coelogyniinae.

Die Gruppe steht hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien den bisher betrachteten Gruppen geschlossen gegenüber, wenn sie sich auch in der Art der Ausbildung des Rostellums und den Einrichtungen zum Zwecke der Pollinienanheftung und Übertragung eng anschließt an die bisher untersuchten Formen.

Bekanntlich sind es die Coelogyninae, die Pfitzer immer als Schulbeispiel seiner Acrotonen anführte; wohlweislich, denn bei allen anderen dürfte ihm der Nachweis wohl schwer gelungen sein, daß es sich, wie er indessen meinte, um Formen handelt, deren Caudicula wirklich dem der Spitze der Anthere zugekehrten Ende des Polliniums — und das ist ja der Begriff der Acrotonie —, entspricht. Es dürfte aus den vorausgegangenen Ausführungen klar genug hervorgegangen sein, daß in allen Fällen, in denen eine Caudicula überhaupt ausgebildet war, es sich um einen Teil des sporogenen Gewebes handelt, der der Mitte der Anthere, nie aber der Antherenspitze angehört, so daß von einer Acrotonie im Sinne Pfitzers nie die Rede sein konnte.

Was nun die Coelogyninae betrifft, so möge die Betrachtung beginnen mit einer Form, die hinsichtlich der Ausbildung ihrer Anthere trotz typischer für die Coelogyninen sprechender Charakteristica doch noch verhältnismäßig den Formen nahesteht, die als Ausgangspunkt der verschiedenen Orchideengruppen nach unserer Meinung anzusehen sind, also Formen deren Pollinien als einfache länglich ovale Körper ausgebildet sind.

Coelogyne cristata. Querschnitte durch die in der Knospelage aufrechte Anthere zeigen, soweit sie durch den unteren Teil der Anthere gehen (Fig. 73), völlige Übereinstimmung mit den Verhältnissen einer beliebigen Angiospermenanthere; die beiden Pollinien jeder Theka

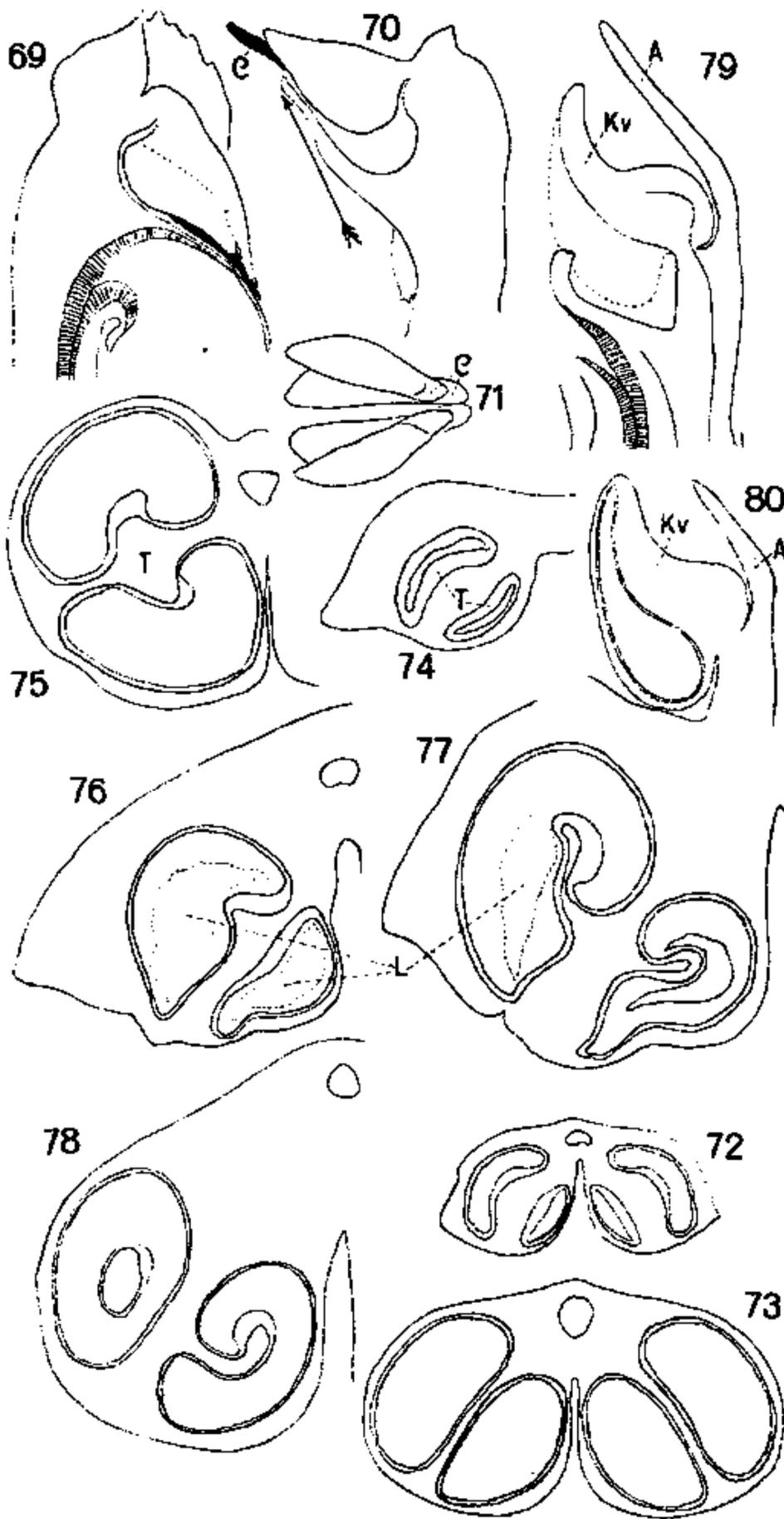


Fig. 69—80. Coelogyneinae.

- 69—73. *Coelogyne cristata* Ldl.
 69. Längsschnitt durch die Säule.
 70. Die Säule von der Seite gesehen. Rostellum und Antheren mit Pollinien durch ein in der Richtung des Pfeiles sich zurückziehendes Insekt aufgebogen.
 71. Pollinien.
 72—73. Querschnitt durch die Anthere, 72, nahe der Spitze, 73 durch die untere Hälfte.
 74—75. *Pholidota imbricata* Ldl. Querschnitte durch die Anthere wie bei 72—73.
 76—78. *Neogyne Gardneriana* Rehb. Querschnitte durch die Anthere; 76 nahe der Spitze, 77 in der Mitte, 78 nahe dem unteren Ende.
 79—80. *Platyclinis filiformis* Benth. Längsschnitte durch das Gynostemium (79 medianer Längsschnitt).

A = Androklinium.
 C = Caudicularteil der Pollinien.
 L = Rißstelle im sporogenen Gewebe.

Kv = Konnektiv.
 T = Tapete.

sind annähernd gleich groß, ungefähr doppelt so tief als breit. Verfolgt man nun eine Querschnittserie gegen das obere Ende der Anthere zu, so ergibt sich, daß sich die Pollinien mehr und mehr verflachen und zu spitzen (Fig. 72). Dabei verbreitet sich im oberen Teil der Pollinien

die Tapete durch Vergrößerung ihrer Zellen um ein Bedeutendes (s. Taf. X, Fig. 2), eine Erscheinung, die auch hier wieder die erhöhte Klebrigkeit der betreffenden Partie zur Folge hat.

Betrachtet man fertige Pollinien, wie sie Fig. 71 zeigt, so läßt sich an ihnen unterscheiden die Pollinien-Hauptmasse als eine einheitliche, tief-gelbe Masse, gebildet aus den fest aneinandergesetzten Pollentetraden, und an ihrem vorderen Ende den wohl auch hier als Caudicula zu bezeichnenden Teil von weißlichgelber Farbe und erhöhter Klebrigkeit. Mit diesem Caudicularteil kleben die einzelnen Pollinien jeder Anthere nach Öffnung der Theken leicht aneinander.

Was schließlich die Verhältnisse in der fertigen Blüte (Fig. 69) betrifft, so stellt das Rostellum auch hier eine dreieckig zugespitzte Platte dar, die, annähernd horizontal gelagert, sich über den Eingang zur Narbenhöhle wölbt. Auf ihr, aus der ursprünglich aufrechten Stellung in einem Winkel von etwas mehr als 120° nach vorn übergeneigt, liegt die Anthere aus den geöffneten Theken die Caudiculae der Pollinien über den Helm der Anthere hervortreten lassend.

Fig. 70 zeigt die Art, wie die Entfernung der Pollinien vor sich gehen wird; es wird ein auf dem Rückzuge befindliches Insekt die Rostellplatte aufbiegen, dann im weiteren Zurückgehen auch die Anthere heben und die dadurch noch weiter vorspringenden Pollinien sich mittels der stark kleberigen Caudiculae anheften. Dabei scheint die Klebmasse der Rostellplatte nicht erheblich in Betracht zu kommen; sie ist nur sehr schwach entwickelt und trocknet auch offenbar sehr schnell ein.

Ähnliche Verhältnisse, wie die hier geschilderten, finden sich hinsichtlich der Art, wie die Pollinienanheftung voraussichtlich vor sich geht, auch bei den übrigen Vertretern der Gruppe. Auch in der Ausbildung und Form des Rostellums finden sich nur unbedeutende Verschiedenheiten, die übergangen seien. Dagegen zeigen die Pollinien hinsichtlich ihrer Gestalt und Ausbildung noch verschiedene Abweichungen.

Schon innerhalb der Gattung *Coelogyne*, findet sich in *Coelogyne Mayeri*¹⁾ eine Art, die hinsichtlich ihrer Pollinien überleitet zu den im folgenden zu besprechenden Gattungen *Neogyne* und *Pholidotta*. Es zeigen die Pollinien in ihrem obersten Teil, gleich wie bei *Coelogyne cristata*, caudiculare Ausbildung: plattenförmige Gestalt und Ausbildung einer verhältnismäßig breiten Tapete. Gegen die Mitte der Anthere zu beginnen dann die einzelnen Pollinien erheblich an Größe zuzunehmen

1) Rehb.

und sich jeweils einzubuchten. Dabei bleibt die Vergrößerung der Tapete in der Gegend der Buchten erhalten. Im unteren Ende der Anthere endlich kommt es, indem die Pollinienflügel die Bucht mehr und mehr umfassen, schließlich zu einer Vereinigung dieser beiden Flügel, derart, daß Querschnitte durch die unterste Partie der Anthere in jeder Theka zwei Ringe sporogenen Gewebes, die eine kleine Partie sterilen Gewebes in ihrer Mitte einschließen, zeigen.

Ähnlich verhalten sich *Neogyne Gardeneriana* (Fig. 76—78) und *Pholidota imbricata* (Fig. 74 und 75). Nur daß es hier zu einer sehr erheblichen Verbreiterung der indes noch immer einschichtigen Tapete (s. Taf. X, Fig. 1) kommt, die besonders an den einander zugekehrten Seiten der Pollinien jeder Theka besonders mächtig auftritt. Dabei setzen auch hier die großen Tapetenzellen sich in der Gegend der Pollinienbuchten bis tief gegen die Mitte der Pollinien fort. Es zeigen die Tapetenzellen wieder jene körnelige Konsistenz ihres Protoplasmas, wie sie bereits bei *Cattleya* und anderen erwähnt wurde und gleichfalls ist ihnen eigentümlich, daß sie sich bis nach Fertigstellung der Tetraden bis kurz vor Öffnung der Theken erhalten, also als reine Sekretionstapete funktionieren, wenn schon auch hier wieder vermutet werden muß, daß, abgesehen von der ernährungsphysiologischen Funktion, der Tapete auch hier noch die Funktion, Klebmasse zu produzieren, zukommt. Auch hier finden sich ja gerade die Tapetenschichten in ihrer größten Mächtigkeit an eben den Stellen der Pollinien, die später durch besonders große Klebrigkeit ausgezeichnet sind. Im Gegensatz hierzu sind bei *Coelogyne* die Tapetenzellen durch ein glashelles Protoplasma ähnlich dem bei *Encyclia* beschriebenen ausgezeichnet, nur daß sie sich auch noch sehr frühzeitig, bereits vor Ausbildung der Pollentetraden auflösen, also eine Art Übergang bilden zu einer Plasmodialtapete, wenn es auch zu einem Einwandern des Tapetenplasmas zwischen die einzelnen Pollenmutterzellen infolge der Geschlossenheit der Pollenmasse nicht mehr kommt.

Neben diesen Formen, die alle ausgezeichnet sind durch die bedeutende Entwicklung der Tapete an den oberen Enden ihrer Pollinien, stellt *Platyclinis filiformis* eine sehr einfache Form dar. Um das unten länglich eiförmige nach oben spitz zulaufende Pollinium legt sich eine ringsum gleichmäßig dünne Lage von Tapetenzellen. Wenn so zwar auch äußerlich keine Andeutung eines Klebmasse produzierenden Gewebes in größerem Umfang sich findet, so ist dennoch auch hier das obere Ende der *Platyclinis*-Pollinien durch Klebrigkeit ausgezeichnet. Auch hier dürfte die Klebmasse wohl von der Tapete geliefert sein,

nur daß es eben noch nicht zu einer derartig bedeutenden Entwicklung, wie in den oben besprochenen Fällen, gekommen ist.

Im übrigen fällt die *Platyclinis*-Anthere noch auf durch ihre von den übrigen Formen abweichende Ausbildung. Ein Längsschnitt durch die Anthere, wie ihn Fig. 80 zeigt, legt den Gedanken nahe, ähnlich wie bei *Restrepia* an eine sehr stark vorgewölbte Anthere zu denken und die Pollinien anzusehen als, wie gleichfalls bei *Restrepia*, noch erhaltene untere Hälften von wie bei *Octomeria* tief geteilten Pollinien. Daß dem nicht so ist, daß die Polliniumspitze hier tatsächlich mit der morphologischen Spitze der Anthere zusammenfällt, geht hervor aus dem medianen Längsschnitt durch die Säule (Fig. 79). Das mächtig entwickelte Konnektiv steht fast aufrecht, die punktierte Linie darunter entspricht dem Umriß der auf dem Schnitt nicht getroffenen Theka, der Flügel hinter dem Konnektiv stellt das getroffene Androclinium dar.

II. Hauptgruppe.

Physurinae. Spiranthinae. Ophrydinae. Podochilinae. Glomerinae.

Das allgemeine Charakteristikum der hier zu besprechenden Formen ist, daß die am vorderen Ende des Rostellums entwickelte Klebmasse in ihrer Ausdehnung das ganze Grundgewebe bis zur Epidermis der der Anthere zugewandten Seite des Rostellums umfaßt. Sie löst sich als Ganzes zusammen mit dieser Epidermis, die ihr in ihrer Ausdehnung folgt, ab¹⁾. Als eigentliche klebrige Partie funktionieren jeweils diejenigen Stellen, an welchen die Klebmasse vor ihrer Ablösung im Zusammenhang mit den verbleibenden Partien des Rostellums stand, also jeweils der basale Teil des Klebekörpers. Indem jeweils bestimmte Partien der Pollinien durch erhöhte Klebrigkeit ausgezeichnet sind, und eben diese Partien bei Öffnung der Theken gerade über den Rostellklebekörper zu liegen kommen, und sich vermöge ihrer Klebrigkeit ihm anheften, vollzieht sich bereits in der noch unberührten Blüte die Verbindung von Pollinien und Rostellklebekörper. Es können somit Klebmasse und Pollinien in einem Akt von der Säule losgelöst werden.

Physurinae.

Goodyera repens (Fig. 87). Die Gattung ist von Interesse insofern, als sie hinsichtlich der Konfiguration ihrer Pollinien einesteils

1) Die Gesamtheit der Rostellklebmasse und der sich mit ihr zusammen ablösenden Epidermis sei Rostellklebekörper genannt.

noch nahe übereinstimmt mit denjenigen Formen der ersten Hauptgruppe, die uns in ihrer Pollinienbildung als die ursprünglichsten erschienen waren, *Bletilla* und *Dendrobium*, anderenteils in der leichten Zuspitzung am oberen Ende ihrer Pollinien auch bereits Übergänge

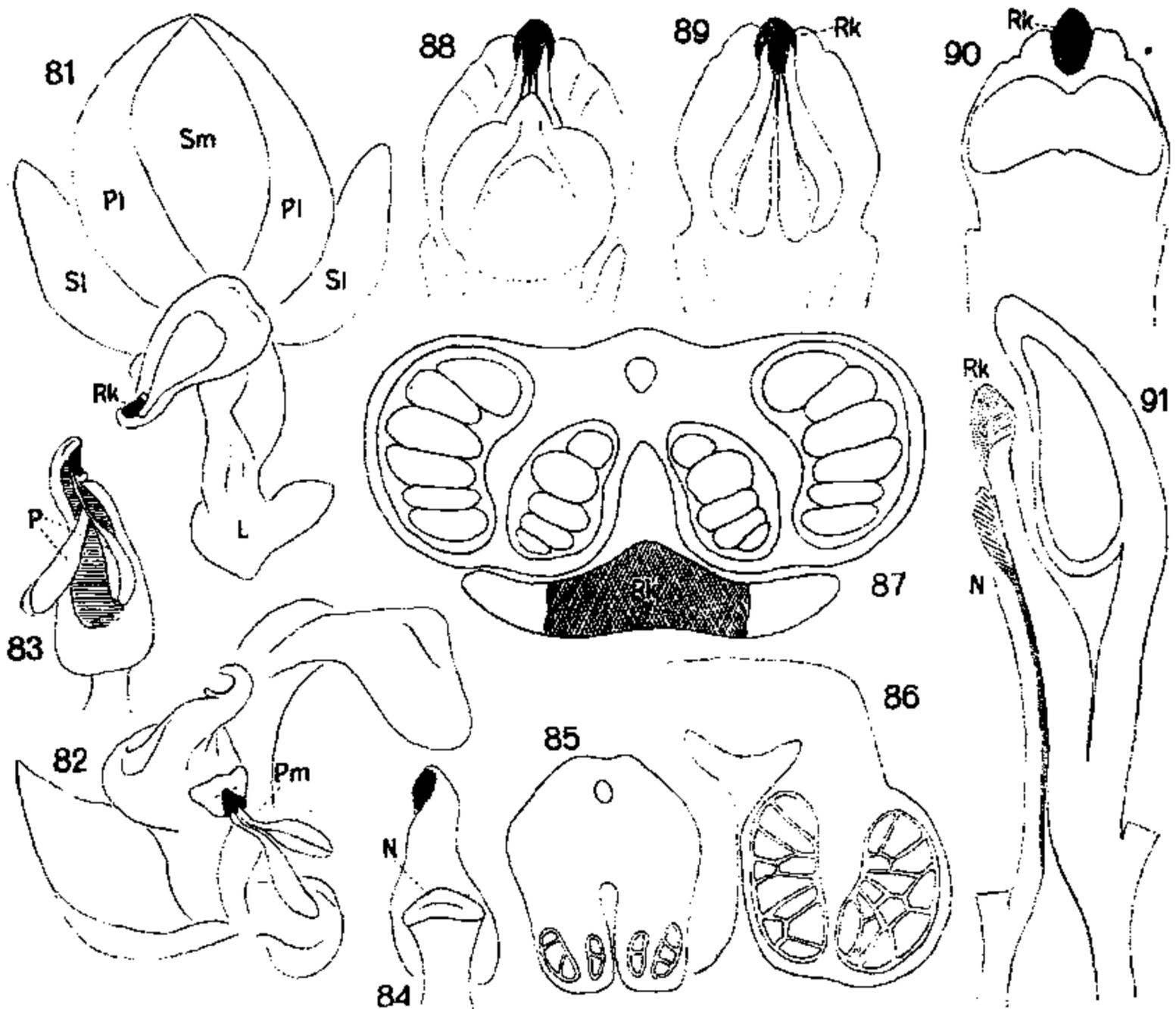


Fig. 81—91. Physurinae und Spiranthinae.

81—86. *Haemaria discolor* Ldl.

81. Geöffnete Blüte von oben.

82. Gynostemium; Rostellklebeplatte abgenommen; an den Narben die Rostellklebeplatte mit den Pollinien (hier versehentlich mit *Pm* bezeichnet).

83. Gynostemium von oben; Anthere abgenommen.

84. Gynostemium von unten.

85—86. Querschnitte durch die Anthere, nahe dem oberen, und nahe dem unteren Ende.

87. *Goodyera repens* R. Br.

Querschnitt durch Anthere und Rostellum.

88—91. *Spiranthes elata* Rich.

88—90. Gynostemium aus einer geöffneten Blüte.

88. Von hinten. Anthere nicht abgenommen.

89. Von hinten. Anthere abgenommen.

90. Von vorn.

91. Längsschnitt durch das Gynostemium einer Knospe.

Sm = medianes Sepalum, *Sl* = laterales Sepalum, *Pl* = laterales Petalum, *L* = Labellum, *Rk* = Rostellklebekörper, *P* = Pollinien, *Pm* = Pollinarium, *N* = Narben.

zeigt zu der im folgenden zu besprechenden Konfiguration der Pollinien von *Haemaria* und *Spiranthes*.

Die Anthere behält in der geöffneten Blüte ihre aufrechte Stellung, dem gleichfalls aufrechten Rostellum anliegend, bei, derart, daß die Pollinien so gegen das Rostellum zu liegen kommen, daß sie mit ihren spitzen oberen Enden gerade die Mitte des Rostellklebkörpers erreichen. Dieser ist in dem im ganzen annähernd viereckigen Rostellum an seinem oberen Ende eingesetzt. An der mit der Rostellklebmasse zusammen sich ablösenden Epidermispartie haften die Pollinien mit ihren klebrigen, ein wenig spitz zulaufenden vorderen Enden. Die Pollinien, von denen jeweils das äußere in jeder Theka das innere an Größe übertrifft, zeigen ihre Pollentetraden zu Massulae vereinigt: ob sämtliche Pollenzellen einer Massula aus je einer Urmutterzelle hervorgehen, was von vornherein sehr wahrscheinlich ist, wurde nicht untersucht.

Haemaria discolor (Fig. 81—86). Entsprechend der bereits bei *Goodyera* angedeuteten Zuspitzung der Pollinien sind die der nahe verwandten *Haemaria* an ihrem oberen Ende in lange feine Spitzen ausgezogen. Wie bei *Goodyera* sind die Pollentetraden zu größeren Verbänden, zu Massulae, vereinigt und in ihrer Gesamtheit von einer allseits gleichmäßig breiten Tapete umgeben; dabei fällt die gewaltige Breite der eine Massula einschließenden Membranen auf.

Was die Ausbildung des Rostellums betrifft, so findet sich eine eigentümliche Einknickung an seiner Spitze. Gehen wir von einer Form wie *Goodyera* aus, so stimmt das Rostellum von *Haemaria* in allen wesentlichen Punkten damit überein; hier wie dort findet sich der Rostellklebkörper in der gabelförmig eingebuchteten Rostellspitze eingesetzt. Was bei *Haemaria* neu hinzukommt, ist die eigentümliche Drehung der Rostellspitze um annähernd 90° nach der dem Labellum abgewandten Seite, eine Sache, die um so eigentümlicher ist, als auch bereits das Gynostemium nicht mehr in die Mediane des Labellums fällt, sondern im gleichen Sinn, in dem die Einknickung an der Rostellspitze erfolgte, um etwa 45° weggedreht ist (Fig. 81). Inwieweit diese Drehung der ganzen Säule als Anpassung an ein die Blüte besuchendes Tier anzusehen ist, muß dahingestellt bleiben. Jedenfalls steht fest, daß durch die Drehung der Rostellspitze die sich ablösende Partie des Rostellums erst für die Pollinienenden, die sich ja daran festheften, erreichbar wird.

- Dabei ist das apikale Ende des Rostellums stellenweise differenziert in ein dem Grundgewebe und der Epidermis der der Anthere abgewandten Rostellseite angehörenden Gewebe komplex, dessen Zellen ähnlich, wie das bei den Physurinen der Fall war, in eine einheitliche Klebmasse sich umwandeln (Fig. 103). Eine derartige Umwandlung des Rostellgewebes findet indes nur statt an den Partien, welche sich unter den

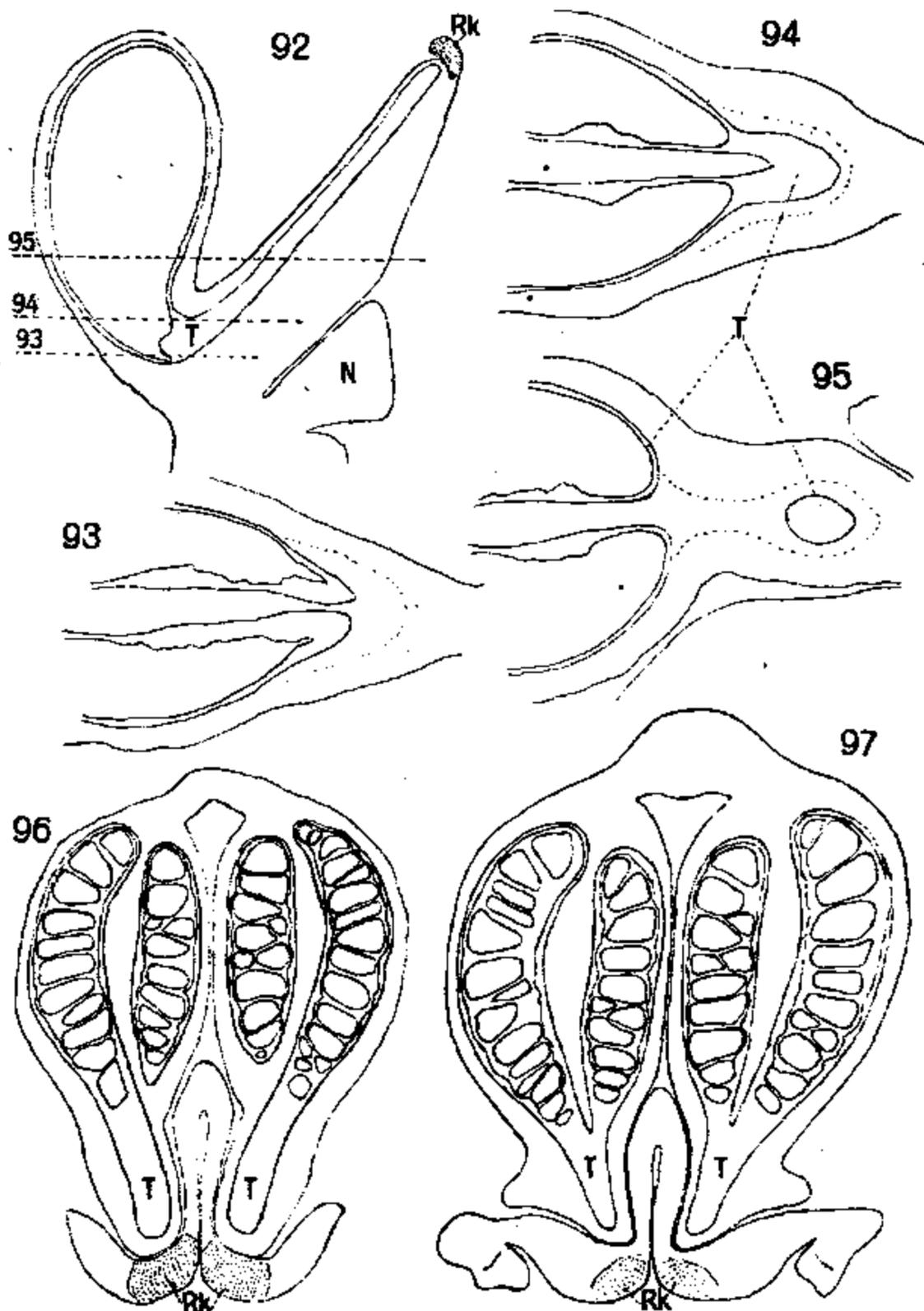


Fig. 92—97. Ophrydinae.

92—95. *Cynosorchis purpurascens* Thou.

92. Schematisierter Längsschnitt durch das Gynostemium.

93—95. Querschnitte durch die Anthere (gezeichnet ist das vordere Ende einer Theka), die Höhe, in welcher die drei Querschnitte geführt sind, ist in Fig. 92 durch die drei punktierten Linien angedeutet.

Gymnadenia odoratissima Richard.

96—97. Tangentialschnitte durch Anthere und Rostellum.

Die gestrichelten Linien in Fig. 93—95 umgrenzen Partien des Antherenparenchyms, dessen Zellen durch größeren Plasmareichtum gegenüber dem äußeren Parenchym ausgezeichnet sind.

verlängerten Enden der beiden Antherentheken, die das Rostellum beutelförmig umgreift, befinden (Fig. 96 und 97).

In der Anthere enthält jede der beiden Theken je zwei Pollinien, deren Pollentetraden zu Massulae zusammengefügt sind. Dabei ist jedes Pollinium von einer im allgemeinen gleichmäßig schmalen Tapete umgeben (Fig. 98), die nur am unteren Ende der Pollinien eine sehr

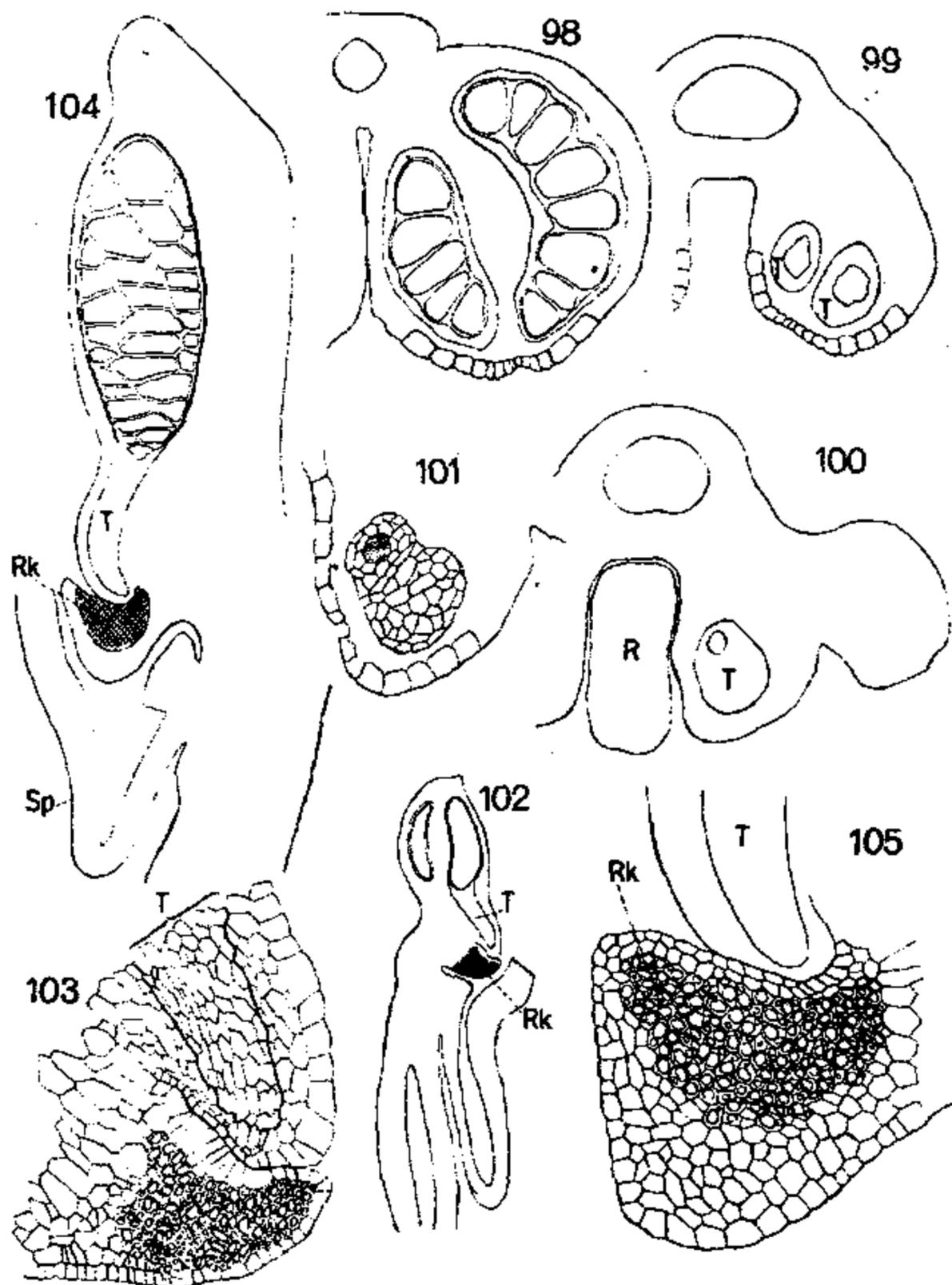


Fig. 98—105. Ophrydinae.

98—103. *Gymnadenia odoratissima* Richard.

98—100. Querschnitte durch eine Theka einer Anthere in verschiedener Höhe, von oben beginnend.

101. Partie aus 100 vergrößert.

102. Längsschnitt durch das Gynostemium.

103. Partie aus 102 vergrößert.

104—105. *Orchis masculus* L.

104. Längsschnitt durch das Gynostemium.

105. Partie aus 104 vergrößert.

N = Narbe, *T* = Tapete, *Sp* = Sporn des Labellums, *Rk* = Rostellklebmasse.

mächtige Entwicklung erreicht. Mehr und mehr verkleinern sich, während die Tapete an Breite zunimmt, die einzelnen Massulae (Fig. 99), bis schließlich nur noch die Tapete allein übrigbleibt (Fig. 100). Bald nach Verschwinden der letzten kleinen Massulae vereinigen sich dann die Tapeten der beiden Pollinien jeder Theka und durchsetzen als ein einheitliches stielartiges Gebilde von ungefähr der halben Länge der eigentlichen Pollinien das untere Ende der Theken bis nahe an deren Epidermis (Fig. 96 und 97). Diese Tapetenmasse nun ist es, aus der die elastischen und äußerst dehnbaren Stöckchen, auch hier fälschlich *Caudiculae* genannt, hervorgehen, vermittelt deren die Pollinien dem Klebekörper nach Öffnung der Antheren angefügt werden.

Es ist nun leicht verständlich, wie sich die Art der Loslösung der Pollinien und Ihre Anheftung an ein die Blüte besuchendes Insekt vollzieht. Es wird beim Eintauchen seines Rüssels in den Sporn zunächst die Klebekörper am Rostellum, und zwar entweder nur einen oder die beiden gleichzeitig loslösen und sich anheften. Da schon bei Öffnung der Anthere die Pollinien mittels ihrer Stöckchen sich an den Klebkörper befestigen, erfolgt ihre Wegnahme aus der Anthere eben in dem Augenblick, in welchem dieser vom Rostellum abgenommen wird. Auf die bekannte Senkungsbewegung, welche die Pollinien ausführen und so in die geeignete Lage zur Erreichung der Narben gelangen, dürfte es genügen nur hinzuweisen.

Von den bei *Gymnadenia* geschilderten Verhältnissen leitet sich eine Form ab, wie sie *Cynosorchis purpurascens* bietet; der Längsschnitt (Fig. 92) durch das *Gymnostemium* zeigt in der Anthere eines der beiden Pollinien einer Theka getroffen. Die Pollentetraden sind, was auf der Figur nicht eingetragen wurde, wieder zu einzelnen Massulae vereinigt. Das untere Ende der Theken ist lang ausgezogen, mit der Vertikale der Anthere einen Winkel von ungefähr 135° bildend, liegt es der Flanke des mächtig entwickelten Rostellums auf. Dieses zeigt an den apikalen Enden seiner Flanken wieder eine Einrichtung entwickelt, die mit der bei *Gymnadenia* völlig übereinstimmt; es ist die den Thekenenden zugewandte Epidermis als festgefügtter Epithelschild entwickelt, während das darunter befindliche Gewebe zusammen mit der Epidermis der gegenüberliegenden Seite sich wieder in eine zusammenhängende Klebmasse ausbildet. Was nun das untere lang ausgezogene Ende der beiden Antherentheken betrifft, so wird es jeweils durchzogen von einem Strang von Tapetenzellen, der in der Nähe der unteren Pollinienenden sich gabelnd nach oben seine Fortsetzung findet in der die Pollinien rings umhüllenden Tapete. Die in Fig. 93—95

dargestellten Querschnitte mögen zur weiteren Erläuterung dienen Fig. 95 zeigt die Anthere quer getroffen und stellt den vorderen Teil einer Theka dar; davor ist getroffen ein Teil des umgebogenen Thekenendes mit dem es durchziehenden Tapetenstrang (= Stöckchen). Fig. 94 zeigt einen Querschnitt nahe dem unteren Ende der Pollinien. Die Tapete, die übrigens auch in der Mitte der Pollinien an den einander zugewandten Seiten der Pollinien mächtiger entwickelt ist, hat sich an der vorderen Seite der Pollinien vereinigt, um sich in ihrer vordersten Partie in das Stöckchen zu verlängern, das der Schnitt (Fig. 95) getroffen zeigt. Der Schnitt (Fig. 93), durch die unterste Spitze der Pollinien geführt, zeigt beide Pollinien noch frei mit der breiten Entfaltung des vorderen Tapetenbelages, ohne daß es bereits zur Verschmelzung der Tapete der beiden Pollinien gekommen wäre.

Orchis masculus stimmt in Gestalt und Ausbildung der Säule so vollständig mit der oben geschilderten *Gymnadenia* überein, daß es unnötig erscheint, die allgemeine Konfiguration des Gymnostemiums zu besprechen (Fig. 104). Nur hinsichtlich der apikalen Partie des Rostellums findet sich ein Unterschied gegenüber *Gymnadenia*; dort ist an den Stellen, wo die Klebmasse zur Ausbildung gelangt, das Gewebe des Rostellums in seiner ganzen Tiefe von der Umbildung erfaßt; hier bei *Orchis masculus* (Fig. 105) kommt es an der betreffenden Stelle zur Differenzierung zwischen gewöhnlichem Parenchymgewebe, dem die Epidermis der morphologischen Rostelloberseite und mehrere darunter befindliche Schichten angehören und dem sich zur Klebmasse umbildenden Zellkomplex, der dem Rest des Grundgewebes der betreffenden Partie entspricht und an den wieder grenzt die Epidermis der der Anthere zugewandten Rostellseite, an welche sich in der bekannten Weise die Pollinien mit ihren Stöckchen anheften.

Es ergibt sich die Frage, welcher von beiden Fällen als ursprünglicher anzusehen ist, ob die gleichmäßige Umbildung des gesamten Rostellgewebes zur Klebmasse oder die nur Teilpartien des Grundgewebes erfassende Umbildung. Es ist wahrscheinlich, daß in dem ersteren, dem Fall von *Gymnadenia*, ursprünglichere Verhältnisse vorliegen. Es steht fest, daß die Rostellklebmasse, mag sie sich nun als lockere, flockige Masse oder als einheitliches Ganzes schließlich vom Rostellum ablösen, hervorgeht aus der Umbildung des die Narbenoberseite auskleidenden Schleimgewebes. Dieses ist im unteren Teil des Rostellums, da wo es zusammen mit den beiden Narben die Narbenhöhle bildet, überall erhalten, während es bei der typischen Rostellbildung in der Mitte der oberen Rostellpartie zu dem die Klebmasse

liefernden Gewebe umgebildet wird. Demnach erscheint es gerechtfertigt, die ursprünglicheren Formen da zu sehen, wo das die Klebmasse liefernde Gewebe homolog ist den schleimproduzierenden Gewebeschichten der Narbe. Ein weiterer Schritt wäre dann, daß die Umbildung zu Klebmasse liefernden Zellen auch tiefere Gewebeschichten erfaßt, als ursprünglich an der Bildung des Narbenschleimgewebes beteiligt waren. Dabei kann die Umbildung fortschreiten bis zur Epidermis der Rostellunterseite. Erst aus solchen Formen heraus lassen sich dann schließlich Formen, wie sie *Orchis masculus* vertritt, ableiten; hier kommt es zur Rückbildung der äußeren Rostellschichten in rein parenchymatisches Gewebe, das wie ein Mantel die Klebmasse umhüllt.

Es liegt nahe, in einer derartigen Umfassung der Klebmasse eine besonders zweckmäßige Einrichtung zu sehen, eine Einrichtung, die daraufhin abzielt, den Klebstoff, der an der Luft leicht erhärtet, bis zu dem Moment, wo er in Funktion tritt, in möglichst großer Ausdehnung vor Exposition zu schützen.

Bei *Anacamptis pyramidalis*¹⁾ ist, nach Darwin's Schilderung zu schließen, die Rostellbildung insofern anders als bei den bisher betrachteten Formen, als hier die Rostellklebmasse sich noch als ein über die ganze Rostellbreite zusammenhängendes Ganzes ausbildet, während bei *Gymnadenia* und *Orchis masculus* die Umbildung beschränkt ist auf die den Thekenenden gegenüberliegenden Partien des Rostellums. Zweifellos liegt entsprechend der oben wiedergegebenen Erwägung in *Anacamptis* eine ursprünglichere Form vor. Ebenso wie das Narbenschleim produzierende Gewebe die ganze Breite des Organs einnimmt, wird dasselbe zunächst von dem Umbildungsprodukt, der Rostellklebmasse, anzunehmen sein. Erst bei weiterer Umgestaltung kommt es zur Lokalisierung der die Klebmasse liefernden Partien am Rostellum und zur Rückbildung des Gewebes des Zwischenstückes zu Parenchymgewebe.

Vergleicht man die Rostellausbildung von *Anacamptis*, *Gymnadenia* und *Orchis masculus*, so ergibt sich folgende Parallele: Ebenso wie es bei *Gymnadenia* und *Orchis* gegenüber *Anacamptis* zu einer strengeren Lokalisierung des die Klebmasse liefernden Gewebes hinsichtlich der tangentialen Verteilung am Rostellum kommt, indem die Klebmasse beschränkt ist auf zwei kleine, den beiden Thekenenden gegenüberliegende Partien am Rostellum, so kommt es zwischen *Gymnadenia* und *Orchis* noch zu einer Lokalisierung des die Klebmasse liefernden Ge-

1) Rich.

webes auch hinsichtlich der radialen Verteilung, indem die Klebmasse innerhalb der kleinen Partien des Rostellums, auf dies beschränkt ist, auch noch reduziert wird auf einige tiefer liegende Gewebeschichten.

Podochilinae.

Appendicula cornuta. Es sei ausgegangen von den Verhältnissen in der fertigen Blüte. Fig. 109 zeigt das Gynostemium

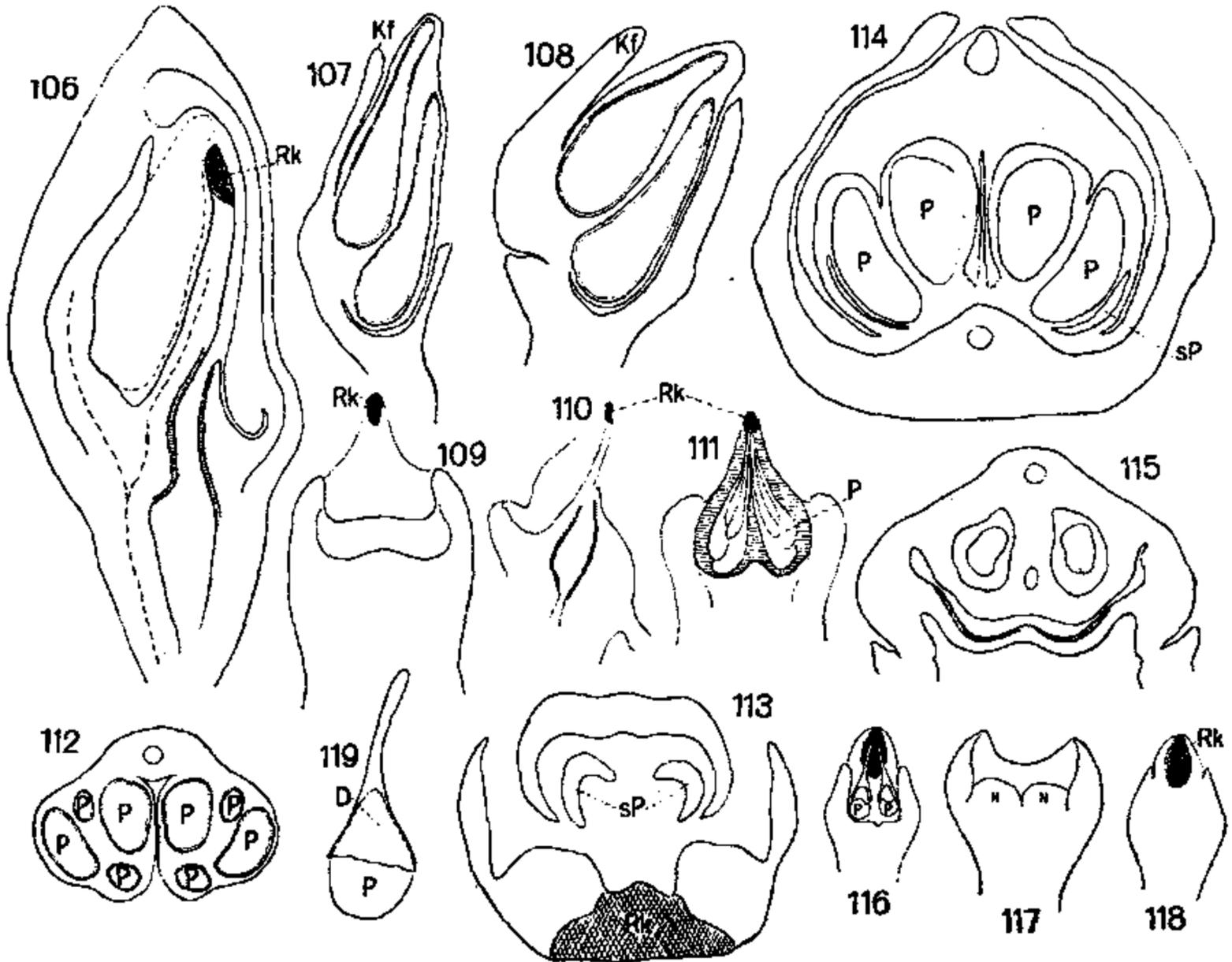


Fig. 106—119. Podochilinae.

- 106—112. *Appendicula cornuta* Bl.
 106—107. Längsschnitte durch eine Knospe.
 106. Medianer Längsschnitt (der Umriß der Theka punktiert angedeutet).
 107. Längsschnitt durch eine Theka der Anthere.
 108. Längsschnitt durch die Anthere einer sehr jungen Knospe.
 109—111. Gynostemium einer geöffneten Blüte, 109 von vorn, 111 von hinten.
 110. Längsschnitt (Anthere und Pollinien abgenommen).
 112. Querschnitt durch eine Anthere.
 113—119. *Podochilus serpyllifolius* Ldl.
 113—115. Querschnitte durch das Gynostemium in verschiedener Höhe; Theken bereits geöffnet.
 116—118. Gynostemium, tangential halbiert.
 117. Die Partie mit den beiden Narben, von der dem Rostell zugewandten Seite.
 116—118. Die Partie mit dem Rostellum, 116 von hinten, 118 von vorne.
 119. Düte mit Pollinien.

Rk = Rostellklebekörper, *Kf* = Konnektivflügel, *P* = Pollinium, *D* = Düte, *sP* = Platte aus nicht funktionsfähigem sporogenen Gewebe. Die Schraffierung in Fig. 111 bedeutet hier ausnahmsweise nicht das Schleimgewebe, sondern soll lediglich zur besseren Hervorhebung der Pollinien dienen.

von vorn, von der der Lippe zugewandten Seite. Das Rostellum ist stark nach oben verlängert, in der Mitte den eiförmigen Klebekörper tragend. Der Längsschnitt (Fig. 110) zeigt den überaus engen Eingang zur Narbenhöhle. Fig. 111 endlich, welche das Gymnostemium von hinten nach Abnahme der Anthere wiedergibt, zeigt deutlich die innige Beziehung zwischen dem lang ausgezogenen Rostellum und den in lange Spitzen ausgezogenen Pollinien. Auch hier kleben die letzteren nach Öffnung der Antherentheken mit ihren feinen klebrigen Spitzen an dem Klebekörper fest, um mit ihm zusammen abgelöst zu werden.

Wenn bis soweit im allgemeinen Übereinstimmung herrscht mit den Formen der Physurinen und mit *Spiranthes*, so komplizieren sich die Verhältnisse, sobald man die näheren Einzelheiten ins Auge faßt. Die Pollinien, die übrigens hier nicht aus *Massulae*, sondern aus jeweils einer einzigen Masse fest verbundener Pollentetraden gebildet werden, sind hier bei *Appendicula* in Achtzahl und untereinander frei ausgebildet; es zeigt sich sowohl auf Längs- als auch auf Querschnitten durch die Anthere nirgends eine Verbindung je zweier übereinanderliegenden Pollinien. Nun ist auch hier, wo zweimal je zwei Pollinien in den Theken übereinanderliegen, naheliegend, an Formen wie *Octomeria* und ähnliche zu denken und auch hier eine sekundäre Halbierung der Pollinien anzunehmen, nicht zuletzt wieder in Erwägung der eingangs betonten Tatsache, daß die Vierzahl der Pollensäcke zweifellos die für die Angiospermenanthere typische Zahl darstellt. Es handelt sich auch hier offenbar um Durchteilung einer ursprünglich zusammenhängenden Pollenmasse, die aber hier soweit ging, daß es zu einer vollständigen Trennung der beiden Hälften gekommen ist, im Gegensatz zu den bisher betrachteten Formen, wo die Pollinienhälften jeweils noch wenigstens in einem schmalen Bande zusammenhängen.

Was die Frage betrifft, ob die Stelle, an welcher die spitzen Halbpollinien zusammenstoßen, der morphologischen Spitze der Anthere entspricht, oder ob es sich, wie in den entsprechenden bisher betrachteten Fällen, wieder um eine starke Hervorwölbung der Antherenvorderseite handelt, so spricht die Entwicklungsgeschichte zugunsten der letzteren Auffassung. Längsschnitte durch eine Anthere, deren Pollenentwicklung abgeschlossen ist (Fig. 107), erwecken nun freilich zunächst unmittelbar den Eindruck, als handele es sich um eine normal aufrechte Anthere, deren Pollinien nur jeweils in vertikaler Richtung durchgeteilt sind. Nun spricht zwar schon hier das Auftreten des Konnektivflügels in halber Höhe der Anthere gegen eine solche Annahme, indem in all den Fällen, in welchen es sich um eine einfache, aufrechte Anthere

handelt, der Konnektivflügel in der Höhe der oberen Thekenenden ansetzt, vgl. *Laelia* u. a., während in allen den Fällen, wo das Einsetzen des Konnektivflügels unter der scheinbaren Spitze der Theken erfolgt, sich schon von vornherein die Frage ergibt, ob es sich hier tatsächlich noch um die morphologische Antherenspitze handelt. Entschieden wird die Frage in dem vorliegenden Fall völlig durch den Vergleich mit jüngeren Entwicklungsstadien der Anthere (Fig. 108). Würde es sich um eine wirklich aufrechte Anthere handeln, müßte auch hier die Längsachse der Theken mit der Längsachse des ganzen Gynostemiums parallel gehen. Nun beschreibt jedoch hier die scheinbare Längsachse einer Theka einen Winkel von ungefähr 45° mit der Vertikale des Gynostemiums; damit ist zumal mit Vergleich der Fälle von *Arpophyllum* u. a. äußerst wahrscheinlich gemacht, daß die scheinbare Längsachse der Theken in Wirklichkeit der lang ausgezogenen und schief aufgebogenen Horizontalachse der Theka entspricht und daß auch bei der Appendiculaanthere eine starke Vorwölbung ihrer Vorderseite vorliegt, eine Bildung, mit der in deutlicher Korrelation die starke Verlängerung der die Klebmasse tragenden Rostellspitze steht.

Podochilus serpyllifolius. Nicht lückenlos konnten infolge Materialmangels die Verhältnisse bei dieser Gattung verfolgt werden; sie stimmt hinsichtlich des Baues des Gymnostemiums im allgemeinen mit *Appendicula* überein. Auch hier fällt wieder die ansehnliche Verlängerung des Rostellums auf, mit der wieder die lange Ausziehung des oberen Antherenendes in deutlicher Beziehung steht; auch hier findet sich wieder die bei ansehnlicher Breite äußerst enge Mündung der Narbenhöhle. Fig. 117 zeigt von der in der Ebene der Narbenhöhle halbierten Säule die Partie mit den beiden Narben, die Fig. 116 und 118 die Partie mit dem Rostellum, Fig. 118 von der den Narben zugekehrten Seite, Fig. 116 von der anderen Seite. An dem sehr großen Klebekörper hängen die Pollinien; die Anthere ist entfernt. Dabei sind die vier Pollinien, welche *Podochilus* besitzt, nicht in unmittelbarer Verbindung mit dem Klebekörper des Rostellums, sondern stecken locker eingefügt in einem dütenförmigen Gebilde, das erst seinerseits an den Klebekörper angeheftet ist. Dieser komplizierte Apparat mag aus biologischen Gesichtspunkten heraus als zweckmäßig erscheinen. Man kann sich leicht denken, daß die dütenförmigen Gebilde, welche die Pollinien tragen, dazu dienen, die kleinen Pollinien förmlich in den engen Narbeneingang zu stoßen.

Die histologischen Verhältnisse, die zur Bildung dieser dütenförmigen Pollinienträger führen, genauer zu verfolgen, muß einer

späteren Zeit überlassen bleiben. Bis zu Abschluß des Manuskripts ließ sich folgendes feststellen. In Stadien, in welchen bereits die Pollenentwicklung abgeschlossen ist und die Theken geöffnet sind (Fig. 113 bis 115), findet sich in der äußeren Flanke eines jeden äußeren Polliniums einer Theka eine schmale Platte sporogenen Gewebes, dessen Zellen im wesentlichen mit den Pollenzellen der Pollinien übereinstimmen, indes, ihrem kollabierten Inhalt nach zu schließen, funktionslos sein dürften. Inwieweit dieses Gewebe an dem Aufbau der oben erwähnten Düten beteiligt ist, läßt sich nicht feststellen. Wahrscheinlich ist, daß sie im großen und ganzen hervorgehen aus mächtig entwickelten Tapetenschichten.

Glomerinae.

Die Gruppe zeigt einesteils, was die Ausbildung des Rostellums betrifft, sehr klare Beziehungen zu den zuletzt betrachteten Formen, anderenteils hinsichtlich der Ausbildung der Anthere auch zu denjenigen Formen der I. Hauptgruppe, bei welchen es wie bei *Arpophyllum* und ähnlichen zu einer sehr weitgehenden Durchteilung der Pollinien gekommen ist.

Ceratostylis gracilis ist ausgezeichnet zunächst durch eine sehr mächtige Entwicklung der Narben, die als breite, muschelförmige Gebilde die Anthere hoch überragend das Rostellum flankieren (Fig. 120 bis 122). Die Anthere, welche auch in der geöffneten Blüte noch völlig die in der Knospenlage eingenommene aufrechte Stellung innehält (Fig. 123), zeigt, wie bereits bemerkt, im wesentlichen dieselbe Ausbildung wie bei *Arpophyllum*. Auch hier ist es zu einer fast völligen Durchteilung der einzelnen Pollinien gekommen, nur an der vorgewölbten vorderen Seite der Anthere, besteht noch die Verbindung zwischen den beiden Halbpollinien. An eben dieser Stelle ist, wie aus Querschnitten durch die Anthere (Fig. 124) hervorgeht, ein Zusammenfließen der beiden Pollinien in jeder Theka eingetreten. Die Verbindung ist indes eine derartig feine, daß es, indem die Verbindung der vier Halbpollinien jeder Theka bei Öffnung der Anthere reißt, zur Bildung von acht freien Halbpollinien kommt, die nun sämtliche mit ihren spitzen Enden sich dem Rostellklebekörper anheften. Dieser stimmt im Bau im wesentlichen mit den bisher betrachteten Formen überein (Fig. 123 und 125); es handelt sich wieder um eine einheitliche Epidermisplatte auf der der Anthere zugewandten Rostellseite, während die gegenüberliegende Epidermis und die darunter liegenden Schichten des Grundgewebes aus Klebmasse liefernden Zellen aufgebaut sind.

Ceratostylis gracilis sehr nahe steht eine Form, die sich unter den Orchideen der Münchener Sammlung fand, aber nicht bestimmt werden konnte. Sie bildet einen Übergang zu einer als *Ceratostylis Kupperiana* bezeichneten Form (Fig. 126 und 127). Während diese die Narben

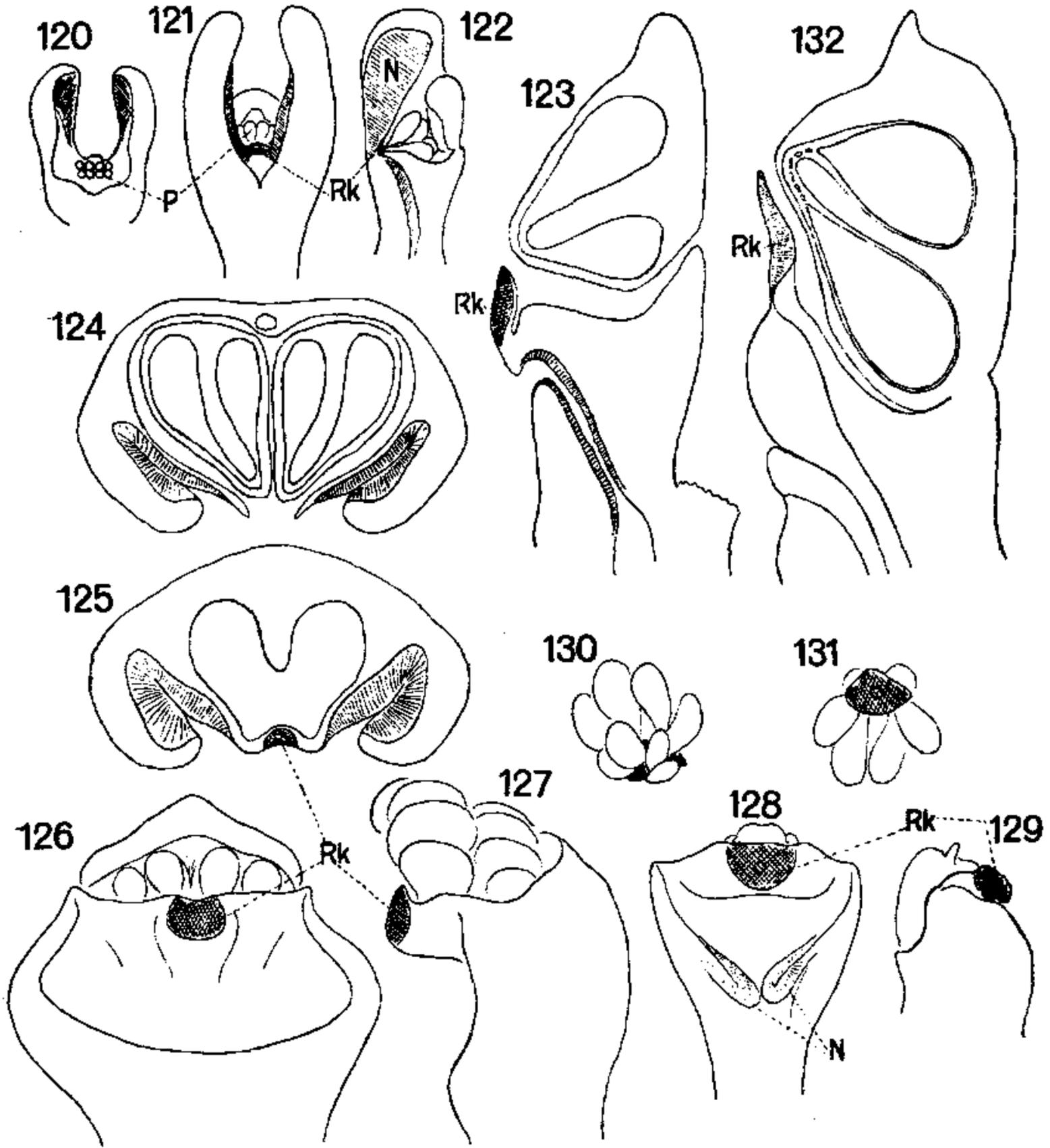


Fig. 120—131. *Glomerinae*.

120—125. *Ceratostylis gracilis* Bl.

120—122. Gynostemium aus einer geöffneten Blüte, 120 von hinten, 121 von vorn, 122 medianer Längsschnitt.

123. Längsschnitt durch das Gynostemium.

124—125. Querschnitte durch das Gynostemium, 124 höher, 125 tiefer.

126—127. *Ceratostylis Kupperiana* Krzl.

Gynostemium aus einer geöffneten Blüte, 126 von vorn, 127 von der Seite.

128—131. *Ceratostylis spec.*

Gynostemium aus einer geöffneten Blüte, 128 von vorn, 129 von der Seite.

130—131. Pollinien mit Rostellklebekörper. 132. Längsschnitt.

P = Pollinien, *Rk* = Rostellklebekörper, *N* = Narbe.

ganz ins Innere der Narbenhöhle verlagert zeigt, hat unsere Form die beiden Narben noch über die Höhle unter ihr ein wenig vorgezogen (Fig. 128); denkt man sich die freiliegenden Partien hochgezogen, gelangt man ohne weiteres zu einer Form, wie sie *Ceratostylis gracilis* darstellt.

Hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien zeigt sich insofern gegenüber *Ceratostylis gracilis* ein Unterschied, als die beiden Hälften der Pollinien nur noch durch die Tapete, in welche vereinzelt Pollentetraden eingestreut sich finden, zusammengehalten werden (Fig. 132). Die wesentliche Funktion dieser Tapetenbrücke zwischen den beiden Halbpollinien dürfte wie in analogen Fällen die Produktion des die Pollinien an die Rostellplatte anheftenden Klebstoffes zu sein. Rein formal morphologisch betrachtet ist die Tapetenbrücke insofern von Interesse, als eine Form mit einer derartigen Reduktion des verbindenden Mittelstückes zwischen je zwei Halbpollinien ohne weiteres überleitet zu Formen wie *Appendicula*, wo die Verbindung ganz gelöst ist.

III. Hauptgruppe.

Maxillarinae. Lycastinae. Zygopetalinae. Cymbidiinae. Cyrtopodiinae.
Gongorinae. Oncidiinae. Sarcanthinae. Catasetinae.

Die zu besprechenden Formen, von den älteren Autoren als *Vandae* zusammengefaßt, sind in ihrer Gesamtheit sehr deutlich durch die Stipesbildung charakterisiert. Wie bereits bei den Formen der II. Hauptgruppe löst sich die Klebmasse des Rostellums in ihrer Gesamtheit ab. Während dort jedoch die Klebmasse in ihrer Ausdehnung bis zur Epidermis der der Anthere zugewandten Seite sich erstreckte, ist hier zwischen dem die Klebmasse liefernden Zellkomplex und der Epidermis parenchymatisches Gewebe eingeschaltet, das bei Ablösung von Klebmasse und Epidermis am Rostellum erhalten bleibt. Was die Ausbildung dieser Epidermis betrifft, so zeigte sie bei den Formen der II. Hauptgruppe im wesentlichen keine besondere Differenzierung. Bei den hier vorliegenden Formen dagegen wird ein breiter Streifen der Epidermis, welcher in seiner Ausdehnung meist die der Klebmasse übertrifft, durch Vergrößerung seiner Zellen noch nach Vollendung des Gesamtwachstums des Rostellums, oft auch durch Verdickung und Verschleimung der Wände ausgezeichnet. Die dadurch entstehende Spannung zwischen dieser Epidermispartie, der Stipesplatte nach unserer Nomenklatur, und dem übrigen Rostellgewebe führt zur Lostrennung in dem

Augenblick, in welchem ein Stoß von unten die leicht ablösbare Rostellklebmasse entfernt.

Die Art der Anheftung der Pollinien an die Stipesplatte betreffend, so kommt es in Gegensatz zu den Formen der II. Hauptgruppe, wo, abgesehen von der Gruppe der Ophrydinen, die Anheftung der Pollinien an der Epidermis des Rostellklebekörpers durch die klebrigen Enden der Pollinien allein bewirkt wurde, zur Bildung einer besonderen Klebmasse. Sie geht hervor aus den Zellen der die Pollinien umkleidenden Tapete, welche in der Gegend der dem Rostellum zugewandten Spitze der Anthere beträchtlichen Umfang gewinnt.

Ehe mit der Besprechung der einzelnen Gruppen begonnen werde, sei voraus erwähnt eine Eigentümlichkeit, die sich bei den folgenden fünf ersten Gruppen und außerdem noch bei einigen Gattungen der Gruppe der Oncidiinen findet. Betrachtet man Längsschnitte durch das Gynostemium irgendeiner der hierher gehörigen Gattungen, so hat es den Anschein, als liege bei der Anthere eine Biegung vor, die ihre Spitze der Rostellplatte nähernd nach abwärts verlagert. Dabei erscheint die Biegung im wesentlichen ausgeführt durch ein Überwiegen des Wachstums der Konnektivseite gegenüber der Vorderseite der Anthere, die in ihrer Ausdehnung auf die kurze Strecke dem Rostellum gegenüber beschränkt ist, während die Konnektivseite der Anthere in ihrem oberen Teil auch deren Vorderseite zu bilden scheint. Entwicklungsgeschichtlich ließ sich bei *Lycaste Skinneri*, wo die Sache verfolgt werden konnte, feststellen, daß die Biegung der Anthere in der Mitte der Theken bereits in sehr frühen Stadien fast fertig vorliegt (Fig. 142, 143). Ob die Biegung bereits vor Anlage der Anthere vorhanden ist, ob es sich also um eine kongenitale Umbiegung der Anthere handelt, konnte in Ermangelung allerjüngster Stadien nicht entschieden werden, ist aber sehr wahrscheinlich.

Maxillarinae.

Die Gruppe sei an den Anfang der Besprechung gestellt, weil bei ihr zweifellos in der Ausbildung der Anthere noch ursprünglichere Verhältnisse sich finden als bei den Formen der übrigen Gruppen.

Es wird im folgenden zu zeigen sein, wie in den einzelnen Gruppen allmählich mehr und mehr die Verbindung der beiden Pollinien einer Theka erreicht wird. Dabei kommt es schließlich zu einer weitgehenden Verbindung der hinteren Flanken durch breite Massen sporogenen Gewebes, die nur in der Gegend der Antherenspitze von Tapetengewebe vertreten wird, während in den offenbar ursprünglicheren

Formen die Verbindung beider Pollinien zunächst nur in einer mehr oder minder breiten Brücke von Tapetengewebe erreicht ist.

Einblick in das Zustandekommen einer derartigen Tapetenbrücke gibt *Trigonidium acuminatum*. Hier ist an den Enden der beiden Pollinien jeder Theka, nahe ihrer morphologischen Spitze, die Tapete an einer kleinen Stelle kappenförmig vergrößert, wobei die beiden Tapetenkappen einander berühren. Zu einem vollständigen Zusammenfließen beider Tapetenkappen kommt es erst bei den drei übrigen untersuchten Formen, bei *Maxillaria variabilis*, *Ornithidium densum* und *Mormolyce ringens*. Dabei finden sich innerhalb der Tapetenbrücken vereinzelt einige Zellen sporogenen Gewebes eingestreut. Derartig versprengte Zellen sporogenen Gewebes erwecken zunächst wohl den Eindruck, als handle es sich um die letzten erhaltenen Reste einer ursprünglich in größerer Ausdehnung vorhandenen Masse sporogenen Gewebes. Andernteils ist es zweifellos auch berechtigt, in ihnen die ersten Anfänge jener Brücken sporogenen Gewebes zu sehen, welche bei *Cymbidium* und *Cyrtopodium* und anderen in so beträchtlicher Ausdehnung vorhanden sind.

In der Ausbildung des Rostellums stimmen die Maxillarinen in allem Wesentlichen mit der Gesamtheit der in der dritten Hauptgruppe zusammengefaßten Formen überein. Fig. 137 mag die Sache klar

machen. Es findet sich an der der Anthere zugewandten Seite des Rostellums die einschichtige Stipesplatte, während an der gegenüberliegenden Seite die Klebmasse entwickelt ist, die in ihrer Ausdehnung wie in allen früheren Fällen durch den reichen Plasmagehalt ihrer Zellen erkannt werden kann. Sie setzt sich fort in das Schleimgewebe

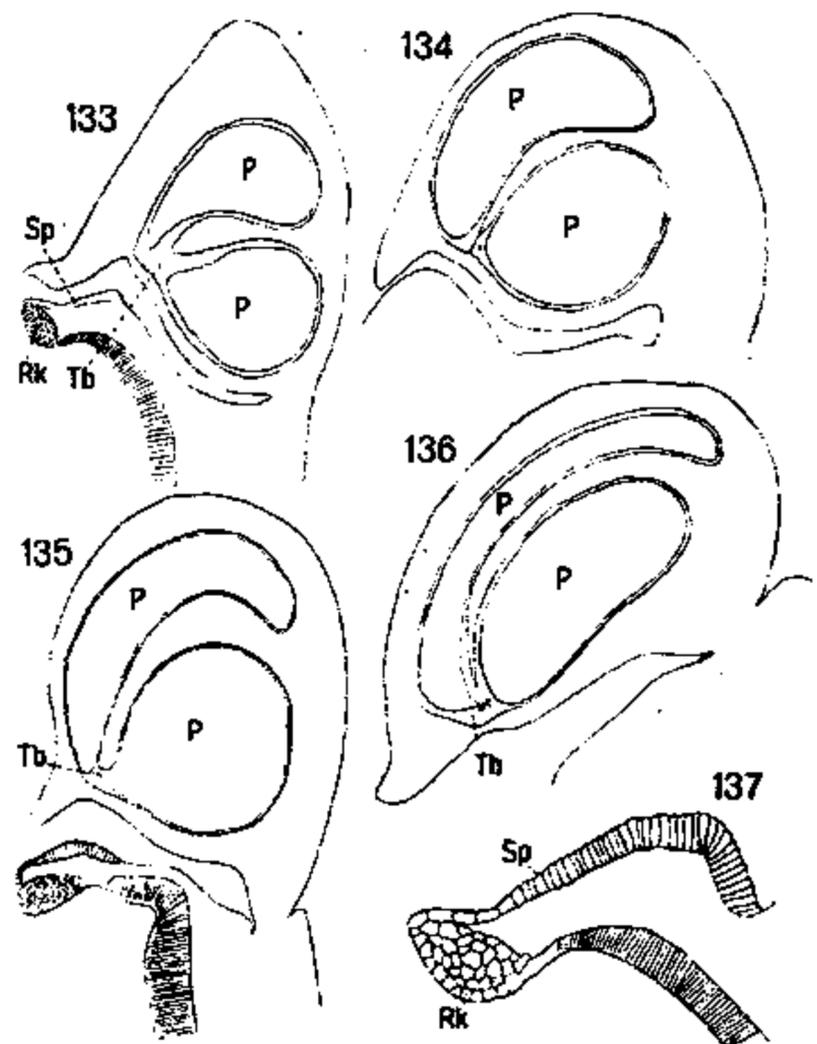


Fig. 133—137. *Maxillarinae*.

133. *Ornithidium densum* Rehb. Längsschnitt durch das Gynostemium.
 134. *Trigonidium acuminatum* Batem. Desgl.
 135. *Maxillaria variabilis* Batem. Desgl.
 136. *Mormolyce ringens* Schltr. Desgl.
 137. Stipesbildung bei *Ornithidium densum*.
Tb = Tapetenbrücke, *Sp* = Stipesplatte,
Rk = Rostellklebmasse.

der Narbenhöhle, während Parenchymgewebe zwischen dem Komplex der die Klebmasse liefernden Zellen und denen der Stipesplatte eingeschaltet ist.

Was die Ausdehnung der Stipesplatte am Rostellum betrifft, so folgt sie von einer etwas größeren Tiefe in der Mitte abgesehen, im wesentlichen der der Klebmasse, im Gegensatz zu der Mehrzahl der Formen der später zu besprechenden Gruppen, wo die Stipesplatte als sehr langes Band entwickelt ist, eine Ausbildung, die sich übrigens auch bei der Maxillarine *Ornithidium Sophronitis*¹⁾ findet.

Die im allgemeinen geringe Ausdehnung der Stipesplatte bei den Maxillارين hat Pfitzer zu der irrtümlichen Ansicht geführt, als läge hier und bei ähnlichen Formen anderer Gruppen überhaupt keine Stipesbildung vor, als näherten sich derartige Formen vielmehr noch den früher besprochenen Formen, welche in der ersten und zweiten Hauptgruppe zusammengefaßt wurden. Es ist indes in der auch bei den Maxillارين deutlich feststellbaren Ausbildung der Stipesplatte und der Zwischenschaltung parenchymatischen, sich nicht ablösenden Gewebes zwischen Stipesplatte und Klebmasse ein Kriterium von hinreichend eindringlicher Deutlichkeit gegeben, so daß eine weitere Widerlegung der Pfitzerschen Deutung sich erübrigt.

Lycastinae.

In der Anthere tritt hier gleichfalls durchwegs die Verbindungsbrücke zwischen den zwei Pollinien einer Theka auf, nur, wenigstens in den hier untersuchten Fällen, kräftiger ausgebildet als bei den Maxillارين. Gleichfalls nimmt auch das Auftreten von sporogenem Gewebe in der Tapetenbrücke zu (Taf. XI, Fig. 2).

Wenn insoweit die untersuchten Formen: *Lycaste Skinneri*, *Xylobium elongatum*, *Anguloa Ruckeri* und *Bifrenaria Harrisoniae* übereinstimmen, so fand sich bei der letzteren auf den Präparaten, auf welchen die Brücke getroffen war, auch außerhalb derselben, jedoch in ihrer Nähe, die Umbildung einzelner steriler Zellen des Antherengrundgewebes in Zellen mit dem für die Tapete typischen Plasmareichtum und Vielkernigkeit. Es liegt nahe, hier die Anfänge einer noch größeren Verbreiterung der Tapetenbrücke zu sehen.

Die Ausbildung des Rostellums betreffend, so bildet es in seinen abwärts verlaufenden Flanken zusammen mit den entsprechenden Flanken der beiden Narben eine weite Narbenhöhle. Über diese ist die Mittelpartie des Rostellums meist in beträchtlicher Weite vorgezogen. Sie

1) Rchb.

trägt die Stipesplatte mit der darunter befindlichen Klebmasse. Dabei ist die Ausbildung von Stipes und Klebmasse eine mannigfaltigere als bei den Maxillaren. Dieser Gruppe am nächsten steht *Xylobium elongatum* und *X. pallidiflorum*¹⁾. Hier springt die Rostellmitte fast noch nicht über den Narbenhöhleneingang vor: eine sehr kurze, halbmondförmig verbreiterte Stipesplatte auf der der Anthere zugewandten Rostellseite, auf der anderen Seite in annähernd derselben Breite, nur geringerer Tiefe eine Schicht Klebmasse liefernder Zellen, dazwischen bis fast an das apikale Ende des Rostellums reichend, eine Partie parenchymatischen Gewebes. Bei den übrigen Formen kommt

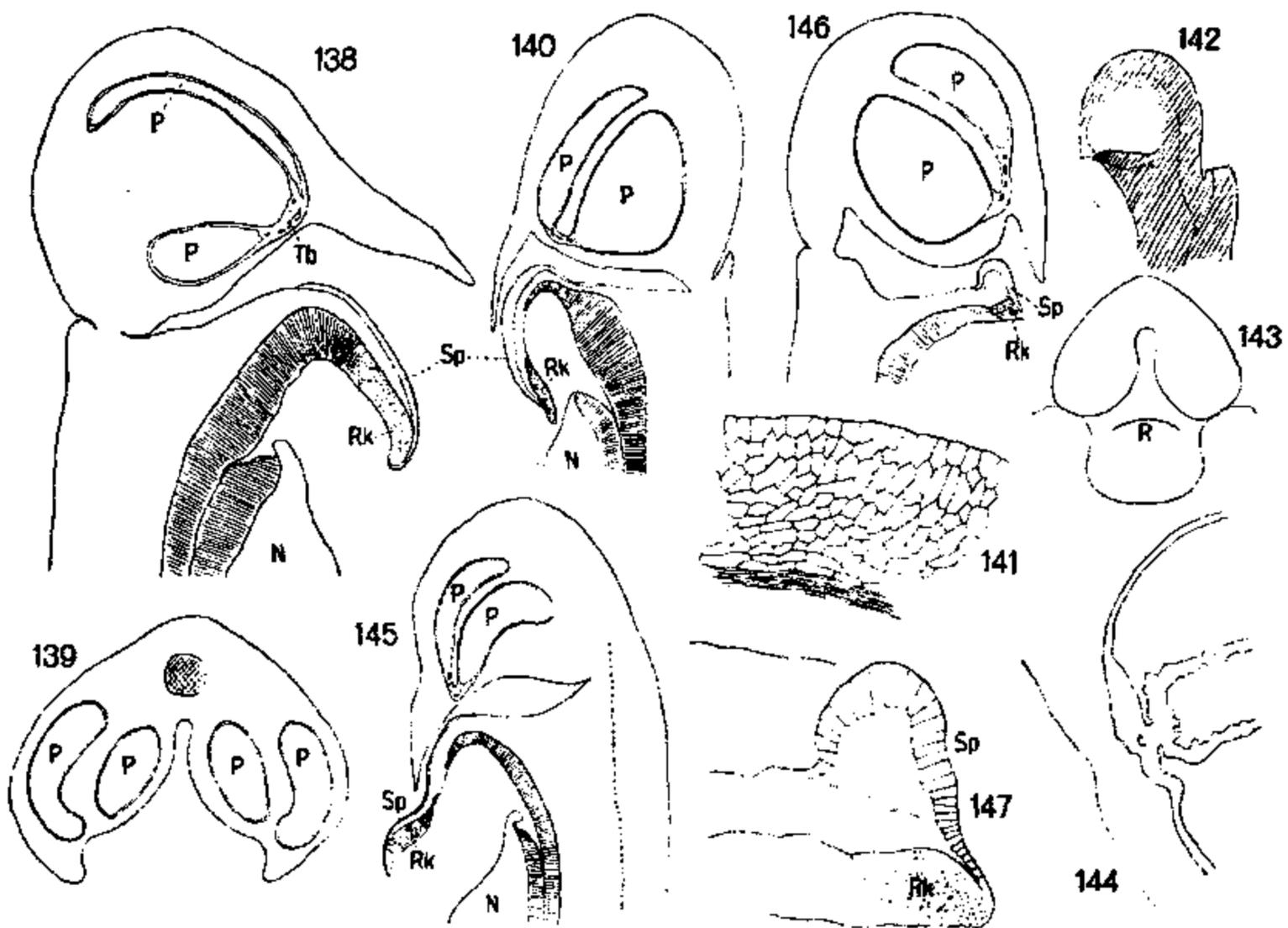


Fig. 138—147. Lycastinae.

138. *Bifrenaria Harrisoniae* Rchb.
 139—144. *Lycaste Skinneri* Ldl.
 139. Querschnitt durch die Anthere.
 140. Längsschnitt durch die Säule.
 141. Längsschnitt durch die Stipesplatte.
 142—143. Sehr junge Entwicklungsstadien des Gynostemiums.
 142. Gynostemium median längs durchgeschnitten.
 143. Gynostemium von vorn.
 144. Aus der Anthere: Die Verbindungsbrücke zweier Pollinien, stärker vergr.
 145. *Anguloa Ruckeri* Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium.
 146—147. *Xylobium elongatum* Hemsl.
 146. Längsschnitt durch das Gynostemium.
 147. Stipesbildung. Stipesplatte zum Teil bereits vom Rostellum abgelöst.
 Tb = Tapetenbrücke, Sp = Stipesplatte, N = Narbe, Rk = Rostellklebmasse.

1) Nichols.

es dagegen zusammen mit der weiten Vorziehung der Mittelpartie des Rostellums zu einer sehr beträchtlichen Verlängerung der Stipesplatte. Dabei zeigen die Stipites der verschiedenen Gattungen und Arten sehr mannigfaltige Ausbildung, doch soll hierauf nicht näher eingegangen sein. Erwähnt sei nur noch, daß die Stipesplatte in der Mehrzahl der Fälle einer einzigen Epithelschicht entspricht, bei *Lycaste Skinneri* indes wohl durch Beteiligung des Grundgewebes vielschichtig ist.

Zygopetalinae.

Zygopetalum Mackayi (Fig. 159). Schließt sich sowohl hinsichtlich der Ausbildung der Anthere als auch des Rostellums sehr eng an die *Lycastinen* an. Die beiden Pollinien jeder Theka stehen wieder durch ein breites Band von Tapetenzellen in Verbindung (Taf. XI, Fig. 1). Das Rostellum springt in seiner Mittelpartie ein wenig über den Eingang zur Narbenhöhle vor. An seiner der Anthere zugewandten Seite kommt es zur Bildung einer sehr breiten mehrschichtigen Stipesplatte, während an der der Narbenhöhle zugewandten Seite des Rostellums die Klebmasse in ansehnlicher Breite entwickelt ist.

Cymbidiinae.

Hinsichtlich der Ausbildung des Rostellums schließt sich *Cymbidium Lowianum* im wesentlichen dem eben besprochenen *Zygopetalum* an. Die vor den Narbenhöhleneingang vorspringende Mittelpartie des Rostellums trägt an der der Anthere zugewandten Seite die ansehnlich breite, einschichtige Stipesplatte, die ihrerseits mit den Pollinien und der Rostellklebmasse in der mehrfach geschilderten Weise in Verbindung steht.

Was die Ausbildung von Anthere und Pollinien betrifft, so ist bei *Cymbidium* gleichfalls die bei den zuletzt besprochenen Gruppen gefundene Umbiegung der Anthere in der Mitte der Theken in extremster Durchführung wieder vorhanden. Zwischen den beiden Pollinien einer Theka ist es zu einer Vereinigung von sehr beträchtlichem Umfange gekommen.

Ehe auf die Besprechung der Pollinien eingegangen sei, scheint es zweckmäßig, die allgemeine Konfiguration der Anthere eingehender zu besprechen. Ein Längsschnitt nahe der Mediane' des Gynostemiums zeigt, wie infolge der Umbiegung der Anthere in ihrer Mitte wieder auch die scheinbare, dem Labellum zugewandte Vorderseite der Anthere in Wirklichkeit von der oberen Hälfte der um 180° gebogenen Rückseite der Anthere eingenommen wird, während die morphologische

Vorderseite der Anthere auf die kleine Partie gegenüber dem Rostellum beschränkt ist. Das gleiche gilt natürlich für die Pollinien. Auch hier ist die morphologische vordere Flanke der Pollinien beschränkt auf die kurze Partie unmittelbar gegenüber dem Rostellum, während die rückwärtige Flanke, der Umbiegung der Anthere folgend, gleichfalls ihre obere Hälfte dem Labellum zuwendet (Fig. 153, die im Wachstum geförderte hintere Flanke des Polliniums ist schraffiert). Demnach

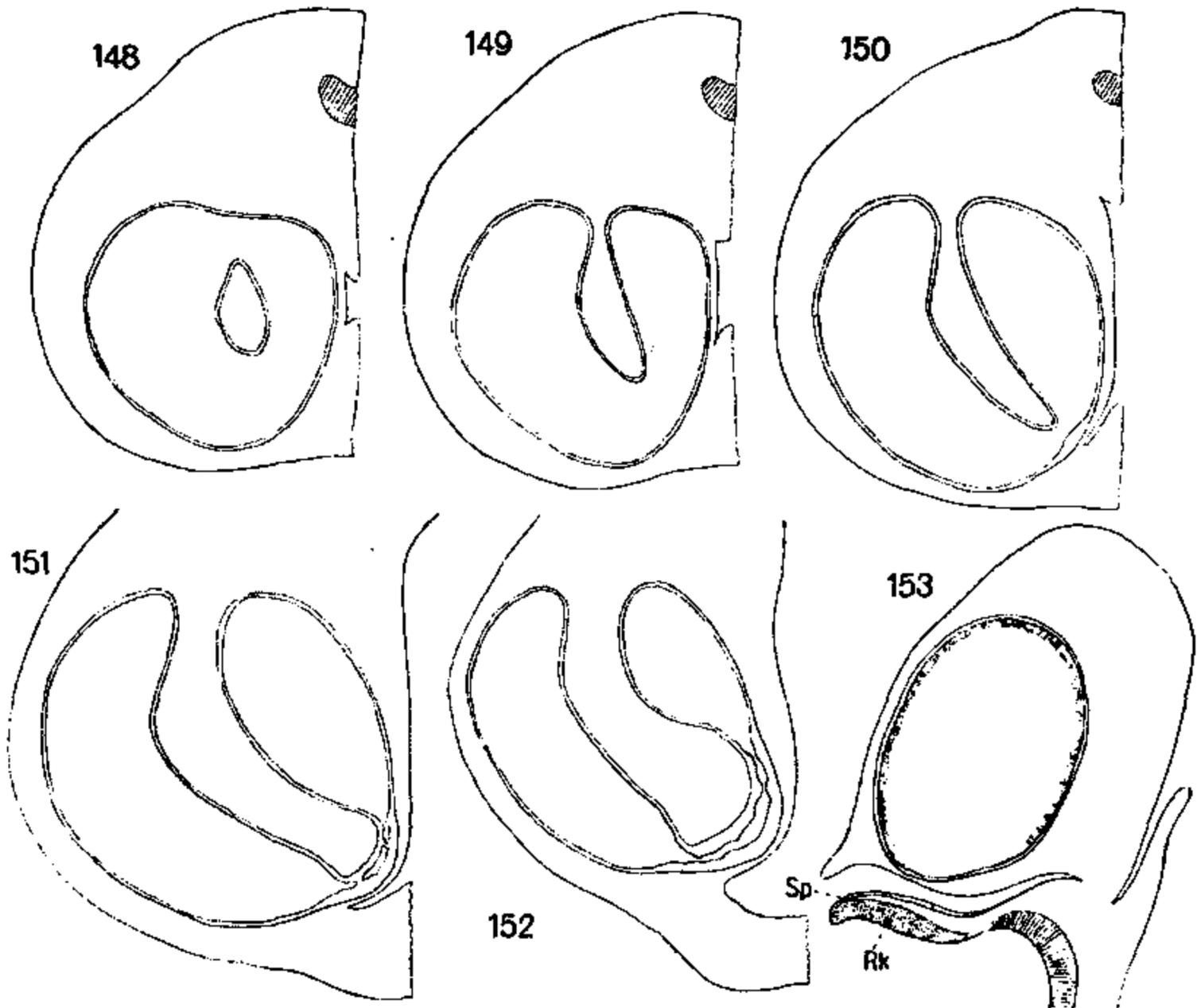


Fig. 148—153. *Cymbidiinae*.

Cymbidium Lowianum Rehb.

148—152. Querschnitte durch die Anthere.

153. Längsschnitt durch das Gynostemium.

werden Querschnitte durch die Anthere, die so geführt sind, daß sie quer zur Längsachse des ganzen Gynostemiums gehen, zweimal die hintere Flanke der Pollinien quer treffen, während ihre vordere Flanke auf den tiefsten Schnitten tangential getroffen wird. Die Figuren 148 bis 152 geben fünf Querschnitte wieder, welche durch die Anthere in der eben angegebenen Weise geführt sind. Fast man nur die hintere Flanke der beiden Pollinien einer Theka ins Auge, so sind diese nahe der Basis der Theka zunächst nicht vereinigt (Fig. 152—149 hinten).

Die Vereinigung findet erst statt nahe vor der Umbiegung der Anthere, nahe ihrer oberen (aber nicht morphologischen) Spitze (Fig. 148 hinten); derselbe Schnitt zeigt vorne die vereinigten hinteren Flanken nochmals getroffen, also nach ihrer Umbiegung, wobei die Vereinigung der beiden Pollinien nun in ihrer ganzen Breite vorliegt. Diese zeigt sich nochmals auf dem Schnitt (Fig. 149 vorne), um dann allmählich (Fig. 150 vorne) an Breite wieder abzunehmen. Gleichzeitig verbreitet sich nun die Tapete. Schließlich noch mehr gegen die morphologische Spitze der Anthere zu unterbricht die Verbindung zwischen dem sporogenen Gewebe beider Pollinien stellenweise ganz, nur einzelne Bruchstücke oder ein schmales Band sporogenen Gewebes findet sich noch in der breiten Tapetenbrücke (Fig. 152 und 152 vorne). Ein noch tieferer Schnitt endlich trifft die Pollinienvorderseite tangential. Auch hier setzt sich die Verbindung beider Pollinien durch die Tapetenbrücke fort.

Vergleicht man die Verhältnisse von *Cymbidium* mit denen der oben besprochenen Maxillarien, Lycastinen und *Zygopetalum*, so ergibt sich ohne weiteres die Übereinstimmung bei der Betrachtung von Querschnitten durch die Anthere nahe ihrer morphologischen Spitze. Hier wie dort ist die Stelle der morphologischen Spitze der Pollinien durch eine Tapetenbrücke, in welche sich sporogenes Gewebe eingestreut findet, verbunden. Indem nun aber bei *Cymbidium* die Verbindung beider Pollinien von der Spitze aus eine immer innigere wird, indem es zunächst zur Bildung einer immer breiteren Brücke von Tapeten und sporogenem Gewebe kommt, schließlich gegen die Mitte der hinteren Flanken der Pollinien ein Zusammenfließen dieser in ganzer Breite stattfindet, unterscheidet sich *Cymbidium* wesentlich von den bisher betrachteten Formen, wo die Verbindung der Pollinien allein auf die Gegend nahe der morphologischen Spitze beschränkt ist.

Die hier bei *Cymbidium* vorliegende breite Brücke der Pollinien ist von den älteren Autoren, welche die Sache nicht genauer untersucht haben, mehrfach als Caudiculabildung, ähnlich wie bei den Formen der ersten Hauptgruppe, angesprochen worden. Es ergibt sich indes aus dem genaueren Vergleich einer *Laelia* oder *Cattleya* mit *Cymbidium* ohne weiteres, daß es sich bei den ersteren handelt um Zerteilung eines Polliniums, bei *Cymbidium* dagegen um die streckenweise Verbindung zweier Pollinien. Indem bei *Cymbidium* die beide Pollinie verbindende Brücke stellenweise nur als ein bis zwei Zellschichten schmales Band sporogenen Gewebes entwickelt ist und nach Öffnung der Theken leicht von der Hauptmasse der Pollinien abreißt, kommt ein Gebilde zustande, das, ganz oberflächlich betrachtet, zwar der

Caudicula einer *Laelia* oder *Cattleya* gleicht, morphologisch indes die Berechtigung jeden Vergleiches entbehrt. Daraus ergibt sich ohne weiteres die Unhaltbarkeit der Versuche, in *Cymbidium* eine Übergangsform zwischen den Epidendreen und Vandeen des Bentham'schen Systemes zu sehen und daraus, wie Pfitzer das tat, die Unbrauchbarkeit des Bentham'schen Systems abzuleiten.

Cyrtopodiinae.

Cyrtopodium palmifrons zeigt in der Anthere und den Pollinien zunächst dieselbe extreme Biegung, die bei *Cymbidium* vorlag. Daneben ist es bei den Pollinien einer Theka zur Vereinigung auf eine noch größere Strecke gekommen. Während bei *Cymbidium* die hinteren Flanken der Pollinien erst unmittelbar vor der Umbiegung der Anthere zusammenfließen, tritt die Vereinigung hier bereits an ihrem unteren Ende ein, erstreckt sich also über die ganze Länge der Polli-

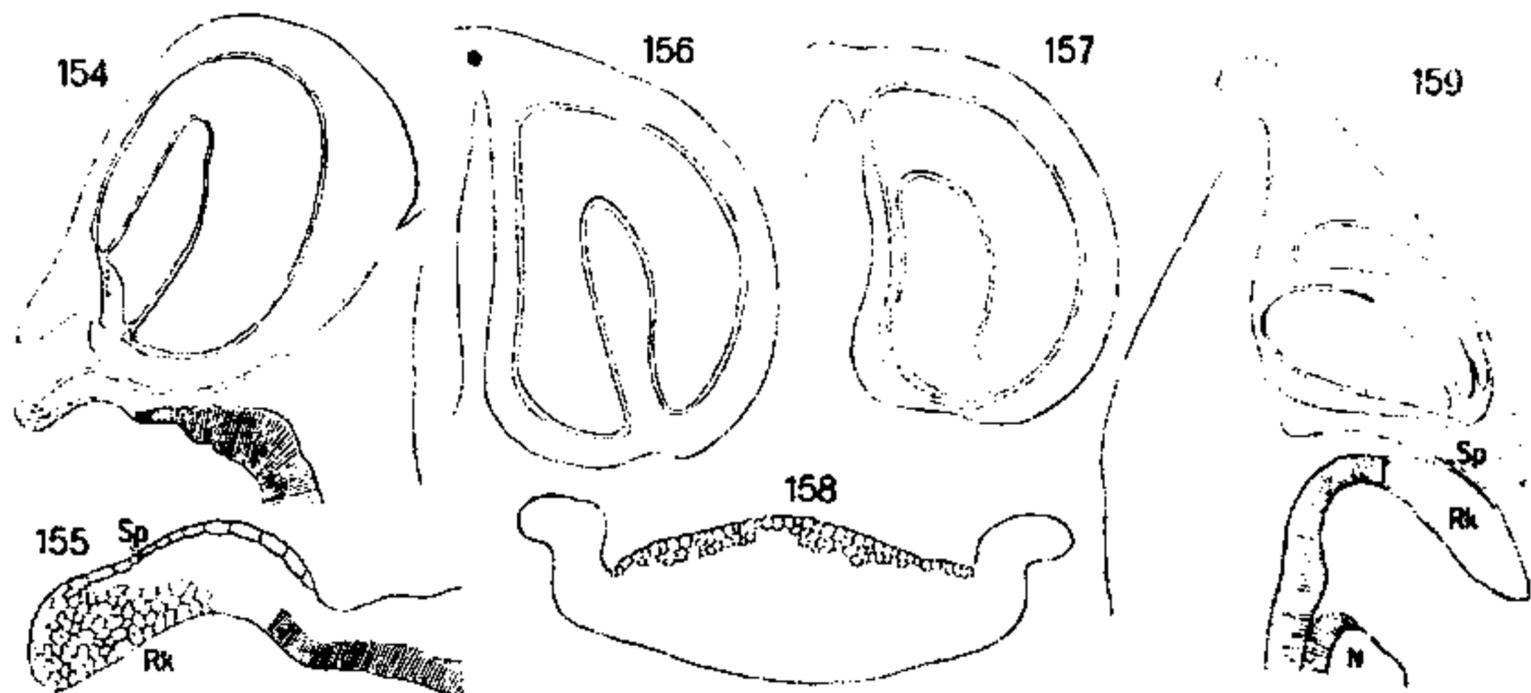


Fig. 154—159. *Cyrtopodiinae* und *Lygopetalinae*.

154—158. *Cyrtopodium palmifrons* Rehb.

154. Längsschnitt durch das Gynostemium, 155. Stipesbildung.

156—157. Querschnitte durch die Anthere.

158. Querschnitt durch das Rostellum; die Zellen der Stipesplatte eingezeichnet.

159. *Zygopetalum Mackayi* Hook.

Rk = Rostellklebmasse; Sp = Stipesplatte; N = Narbe.

nien. Fig. 156 zeigt die Anthere unmittelbar über ihrer morphologischen Spitze getroffen. Die Vereinigung der hinteren Pollinienflanken ist bereits vollzogen. Höher geführte Querschnitte (Fig. 157) zeigen die hinteren Flanken der Pollinien wieder doppelt getroffen, hinten noch in ganzer Breite miteinander verbunden, vorne nur durch eine breite Tapetenbrücke mit eingestreuten einzelnen Zellen sporogenen Gewebes. Die Ausdehnung der Pollinienvorderseite ist ähnlich wie bei *Cymbidium* auf die kurze Strecke dem Rostellum gegenüber beschränkt.

Hinsichtlich der Ausbildung des Rostellums nähert sich *Cyrtopodium* in der Entwicklung einer nur kurzen aber sehr breiten Stipesplatte wieder den Formen der Maxillaren. Im übrigen ist von Interesse, daß der infolge Beteiligung von Grundgewebe an seinem Aufbau im allgemeinen mehrschichtige Stipes in der Mitte nur einschichtig ausgebildet ist. Es wird bei Betrachtung der Sarcanthinen auf Fälle aufmerksam zu machen sein, wo es am Rostellum zur Ausbildung zweier getrennter Stipites, je einen für die Pollinien jeder Theka, kommt. Hier bei *Cyrtopodium* mag der erste Schritt hierzu vorliegen. Man darf sich nur die einschichtige Mittelpartie des Stipes soweit rückgebildet denken, daß es nicht mehr zur Ausbildung charakteristischer Stipeszellen kommt, um auch hier die Zweiteilung der Stipesplatte vollzogen zu sehen.

* * *

Die im folgenden zu betrachtenden Gruppen sind vornehmlich dadurch charakterisiert, daß, abgesehen von wenigen Ausnahmen, die Pollinien jeder Theka in mehr als der Hälfte ihrer Länge miteinander in ganzer Breite zusammenfließen. Dabei geht gegen das obere Ende der Pollinien zu an den Verbindungsstellen das sporogene Gewebe ganz unvermittelt in eine sehr breite Tapetenbrücke über, die in einzelnen Fällen sogar noch erheblich über das vordere Ende der Pollinien hinaus ausgedehnt ist.

Die Umbiegung der Anthere betreffend, so findet sie gleichfalls durchwegs in jungen Stadien statt. Dabei finden sich wieder Fälle, z. B. die *Oncidiinen*, *Ada* und *Gomezia*, wo, ganz wie bei den zuletzt betrachteten Formen, die Umbiegung der Anthere annähernd in ihrer Mitte erfolgt, so daß die morphologischen Verhältnisse der Anthere allein ins Auge gefaßt, die beiden erwähnten Gattungen mit den eben betrachteten Formen vollkommen übereinstimmen. In der überwiegenden Mehrheit der *Oncidiinen* indes und soweit untersucht insgesamt bei den Formen der *Gongorinen*, *Sarcanthinen* und *Catasetinen* ist die Biegung der Anthere so durchgeführt, daß sie nicht in der Mitte der Anthere stattfindet, sondern ausgeführt wird durch entsprechendes Wachstum der untersten Partie der Anthere oder des Filaments. Damit werden die Theken selbst von der Umbiegung der Anthere nicht betroffen, nur daß ihre obere, dem Konnektiv abgewandte Seite nicht in die Vertikale des Gynostemiums fällt, sondern dazu horizontal liegend dem Rostellum zugewandt ist.

In dieser Hinsicht sehr klar liegen die Verhältnisse bei den

Gongorinae.

Längsschnitte durch das Gynostemium zeigen deutlich die Umbiegung der Anthere nahe dem basalen Ende der Theken, so daß diese selbst bei der Umbiegung kaum in Mitleidenschaft gezogen sind. Querschnitte durch die Anthere — es handelt sich um Schnitte, die quer zur Längsachse der Theken und ungefähr im Winkel von 45° zur Längsachse des Gynostemiums geführt sind — zeigen die Vereinigung der dem Konnektiv zugewandten Partien der Pollinien in jeder Theka. Diese

Fig. 160—166. Gongorinae.

160—165. *Stanhopea tigrina* Batem.

Die beiden Kreise in der Mitte bezeichnen den Umfang des Leitbündels und des es umgebenden Sklerenchymmantels.

160—162. Querschnitte durch die Stipesplatte. Vgl. die Figuren 171, 172 und 175.

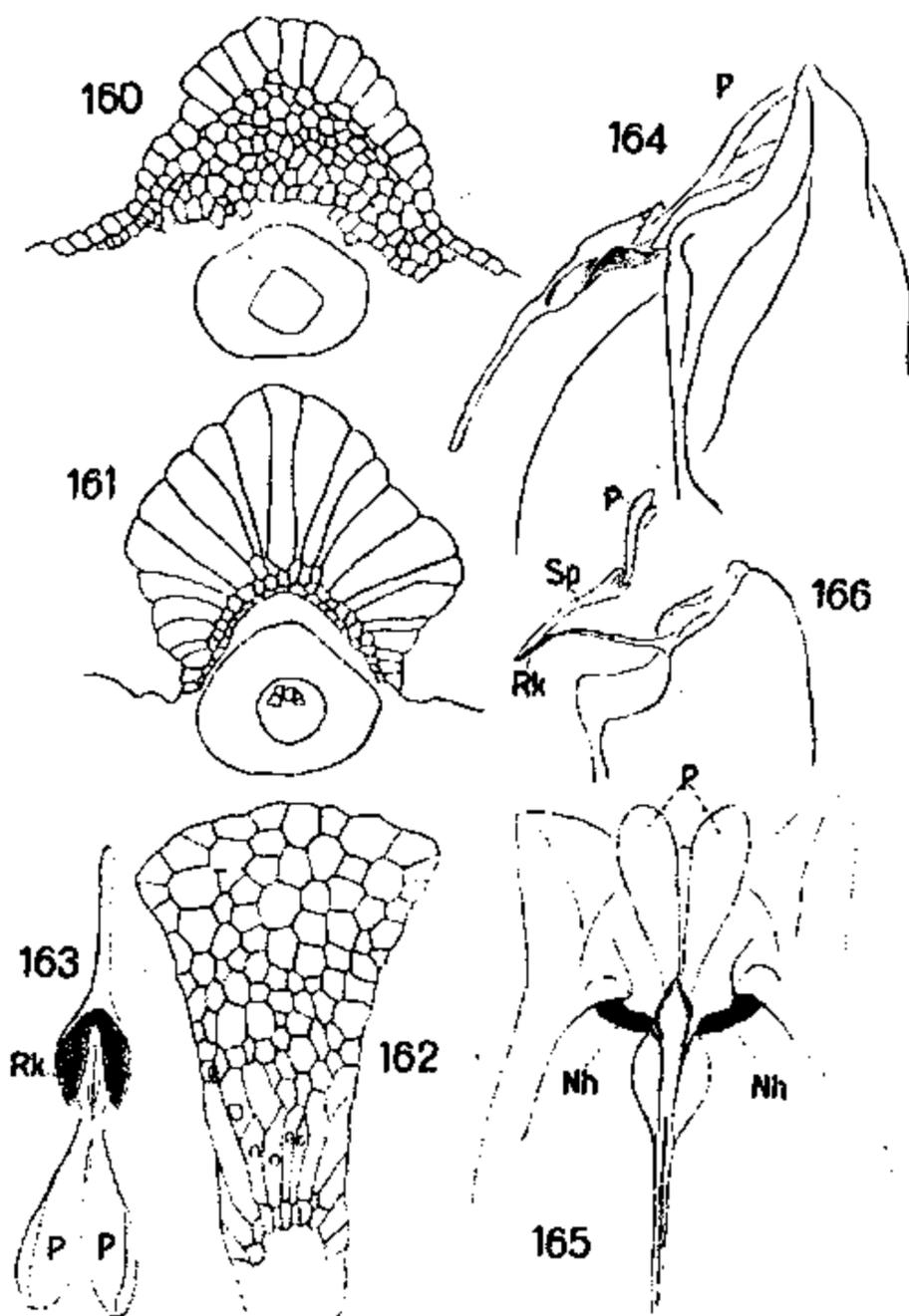
163. Pollinarium.

164. Gynostemium aus einer geöffneten Blüte, von der Seite.

165. Desgl. von vorn.

166. *Gongora galeata* Rchb. Gynostemium von der Seite. Stipes zur Hälfte abgenommen.

P = Pollinium; *Sp* = Stipesplatte; *Rk* = Rostellklebmasse; *Nh* = Narbenhöhle.



Vereinigung erstreckt sich über annähernd zwei Drittel der Pollinienlänge, bis dann das sporogene Gewebe der Pollinien getrennt erscheint, während die Tapete an den einander zugekehrten Seiten der beiden Pollinien, erheblich verbreitert, zusammenfließt (Taf. XII, Fig. 1). Dabei sind zwischen den Tapetenzellen vereinzelt Zellen sporogenen Gewebes eingestreut. Das ist der Fall bei *Stanhopea oculata*¹⁾ und *Stanhopea tigrina*. Bei *Gongora galeata* stimmt die Ausbildung der Pollinien

1) Ldl.

insoweit mit *Stanhopea* überein, als auch hier die Pollinien fast in ganzer Länge an der Konnektivseite zusammenfließen, und insofern als dann nach Trennung der beiden Pollinien wieder die Tapete auf den einander zugekehrten Seiten sich erheblich verbreitert; nur daß es hier nicht zu einem Zusammenfließen beider Tapeten kommt¹⁾.

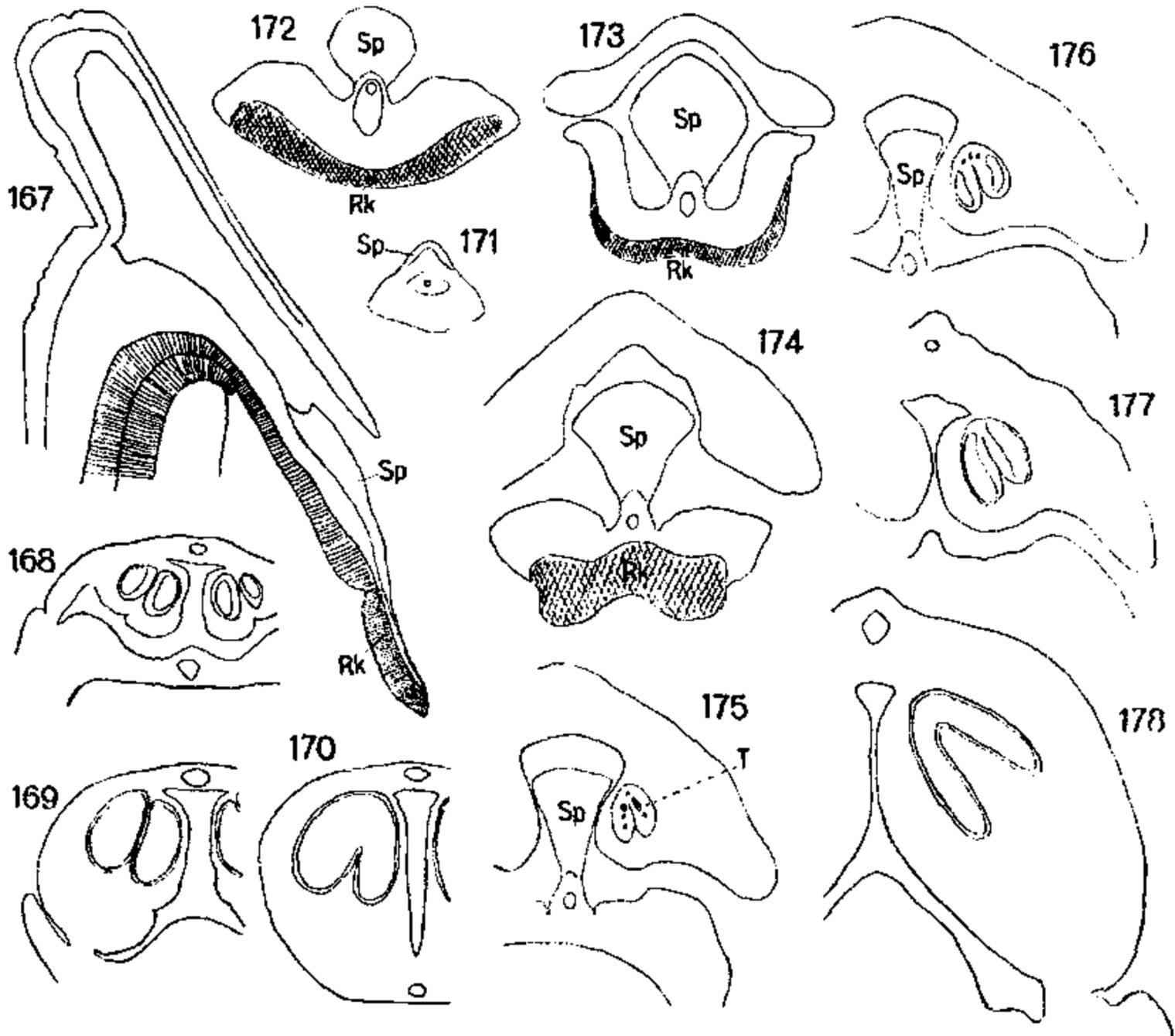


Fig. 167—178. *Gongorinae*.

167—170. *Gongora galeata* Rehb.

167. Medianer Längsschnitt durch das Gynostemium.

168—170. Querschnitte durch die Anthere, von der Spitze nach der Basis zu.

171—178. *Stanhopea tigrina* Batem.

Querschnitte durch die den Stipes enthaltende Rostellpartie und durch die Anthere.

T = Tapete; *Rk* = Rostellklebmasse; *Sp* = Stipesplatte.

In der Stipesbildung der beiden Gattungen fällt zunächst die überaus weite Hervorragung des Rostellums über den hier sehr engen Narbeneingang auf.

1) Es erübrigt sich wohl darauf hinzuweisen, daß auch hier wieder, wie in allen folgenden Fällen, aus der nahe der Pollinienspitze beträchtlich vergrößerten Tapete jene Klebmasse hervorgeht, welche zur Anheftung der Pollinien an die Stipesplatte dient.

Bei *Gongora galeata* liegen die Verhältnisse ähnlich noch wie bei der Mehrzahl der besprochenen und noch zu besprechenden Formen. An der der Anthere zugekehrten Seite des Rostellums kommt es zur Bildung einer sehr langen und besonders am hinteren Ende sehr vielschichtigen Stipesplatte, welche in dem parenchymatischen Gewebe des Rostellums etwas eingesenkt liegt. Bei der der Anthere abgewandten Seite des Rostellums setzt sich zunächst die Schleimschicht noch bis drei Fünftel der Länge der Stipesplatte fort, um am vorderen Ende unvermittelt in das die Klebmasse liefernde Gewebe überzugehen. Klebmasse und Stipesplatte lösen sich bei einem Stoß von unten in der in Fig. 166 angedeuteten Weise ab, während das breite Parenchymgewebe dazwischen an der Säule erhalten bleibt.

Bei *Stanhopea oculata* und *St. tigrina* sind zunächst an dem über die Narbenhöhle vorstehenden Rostellum zwei Partien zu unterscheiden, eine breitere hinten und eine lang ausgezogene und sehr schmale, vorne die, im wesentlichen aus Parenchymzellen aufgebaut, erst in sehr späten Knospenzuständen durch Streckungswachstum der apikalen Rostellpartie hervorgeht. An der breiteren hinteren Rostellpartie ist an der der Anthere abgewandten Seite eine breite Schicht Klebmasse liefernder Zellen entwickelt, während an der der Anthere zugewandten Seite eine der Stipesplatte im allgemeinen entsprechende Bildung sich findet, deren zellulären Aufbau die Querschnitte 160—162 wiedergeben. Dabei stellt Fig. 162 die Vergrößerung der Stipespartie der Fig. 175 dar, während Fig. 161 der Fig. 172 und Fig. 160 der Fig. 171 entspricht. Mit Fortnahme der Klebmasse und der der Stipesplatte entsprechenden Partie löst sich auch das parenchymatische Zwischengewebe, im Gegensatz zu allen übrigen betrachteten Formen, von der Säule ab. Lediglich das das Parenchymgewebe durchziehende Leitbündel mit seinem sehr mächtig entwickelten Sklerenchymmantel bleibt am Rostellum erhalten.

Oncidiinae.

Es wurde bereits weiter oben darauf hingewiesen, daß innerhalb dieser Gruppe sich Formen finden, bei denen die Umbiegung der Anthere in der für *Cymbidium* und damit verwandten Formen charakteristischen Weise erfolgt. Daneben finden sich Formen, bei welchen die Umbiegung an der Antherenbasis ausgeführt wird.

Indem bei diesen die Verhältnisse der Pollinien leichter zu verfolgen sind, sei mit ihrer Betrachtung begonnen. *Oncidium excavatum* und *Odontoglossum pulchellum* stimmen in betreff

der hier zu besprechenden Verhältnisse im wesentlichen überein, so daß sie gemeinsam besprochen seien. Der in der Nähe der Mediane geführte Längsschnitt (Fig. 179) zeigt die beiden Pollinien einer Theka getroffen und ihre vorderen Enden umhüllt von einer reichlich und über die Pollinienspitzen hinaus entwickelten Tapetenkappe, die sich einheitlich über beide Pollinien erstreckt.

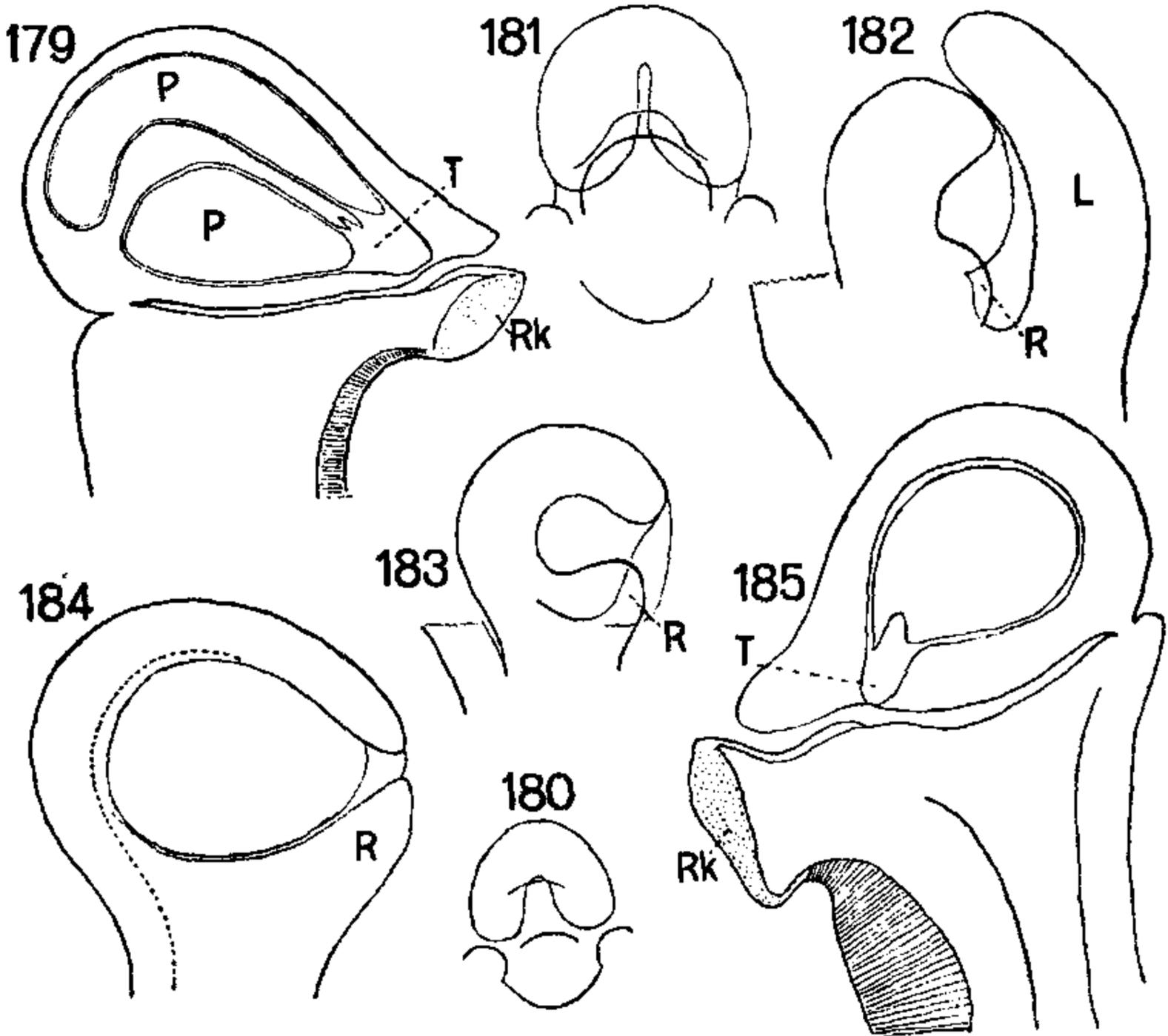


Fig. 179—185. *Oncidiinae*.

179—184. *Oncidium excavatum* Ldl.

179. Längsschnitt durch das Gynostemium.

180—181. Gynostemium aus verschiedenen jungen Knospen freipräpariert.

182—184. Gynostemium aus verschiedenen jungen Knospen, längsdurchschnitten.

185. *Gomeza planifolia* Klet Rchb. Längsschnitt durch das Gynostemium.

R = Rostellum, *T* = Tapete; *Rk* = Rostellklebmasse.

Querschnitte durch die Anthere — es handelt sich um Schnitte, die parallel zur Vorder- und Rückseite des Gynostemiums und damit quer zur Längsachse der Theken der um 90° gebogenen Anthere geführt sind — zeigen im unteren Teil der Theken die beiden Pollinien an ihren der Konnektivseite zugekehrten Flanken miteinander vereinigt,

und zwar zunächst in ihrer ganzen Breite (Fig. 191), bis gegen das vordere Ende zu das Verbindungsstück zwischen den beiden Pollinien an Breite allmählich abnimmt (Fig. 190) und schließlich auf Schnitten, noch mehr dem vorderen Ende genähert, die beiden Pollinien völlig getrennt erscheinen (Fig. 189—187). Gleichzeitig zeigt sich eine Verbreiterung der Tapete an den einander zugekehrten Seiten der Pollinien jeder Theka

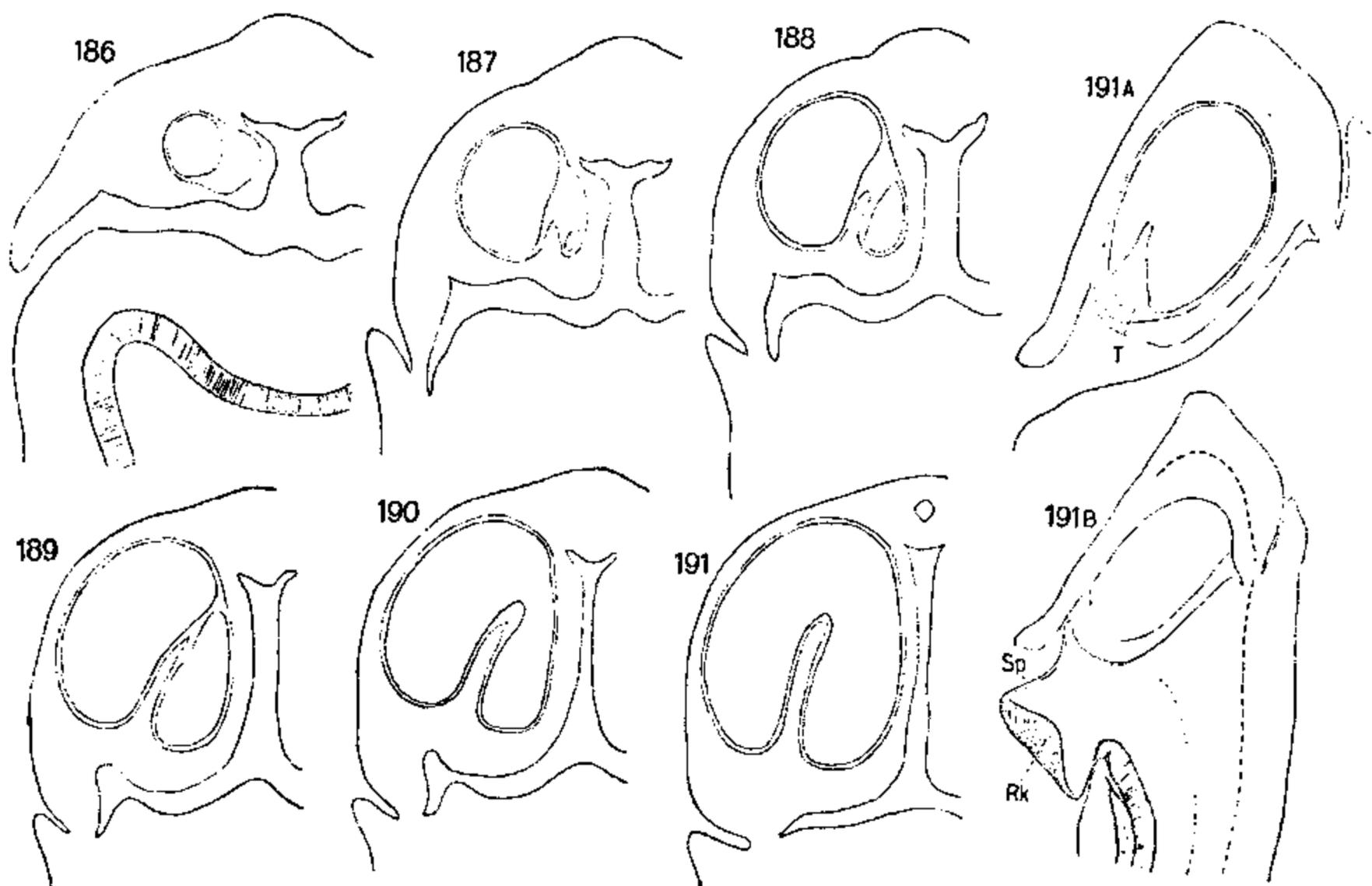


Fig. 186—191. *Oncidiinae*.

186—191. *Odontoglossum pulchellum* Batem.

Querschnitte durch eine Theka der Anthere, von der Spitze nach der Basis fortschreitend.

191 A und B. *Cochlioda Noezliana* Rolfe.

A. Längsschnitt durch eine Theka der Anthere.

B. Längsschnitt durch das Gynostemium in der Mediane.

derart, daß schließlich zwischen den nun getrennten Pollinien die Tapete in ganzer Breite eingefügt ist, bis zuletzt auf Schnitten ganz nahe der Spitze der Anthere die Pollinien nicht mehr und nur noch die breite Tapetenkappe quer getroffen sich zeigt. In dieser weit das Pollinienende überragenden Tapetenkappe, die für sämtliche *Oncidiinae*-Arten charakteristisch ist, ist ein wesentlicher Unterschied gegeben gegenüber den *Sarcanthinen*, deren Rostellum und Anthere im wesentlichen die gleiche Entwicklung und Ausbildung zeigt, bei denen die Tapete aber wohl an den einander zugekehrten Pollinienwänden sehr mächtig entwickelt ist, nie jedoch über die Pollinienenden hinausgreift.

Daß es sich bei derjenigen Partie der Anthere, welche die Tapetenkappe der Pollinie enthält und die der Rostellplatte zunächst liegt, tatsächlich um die morphologische Spitze der Anthere handelt, wie das von vornherein aus der Lage des Konnektivflügels zu erschließen ist, geht unmittelbar hervor aus der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung.

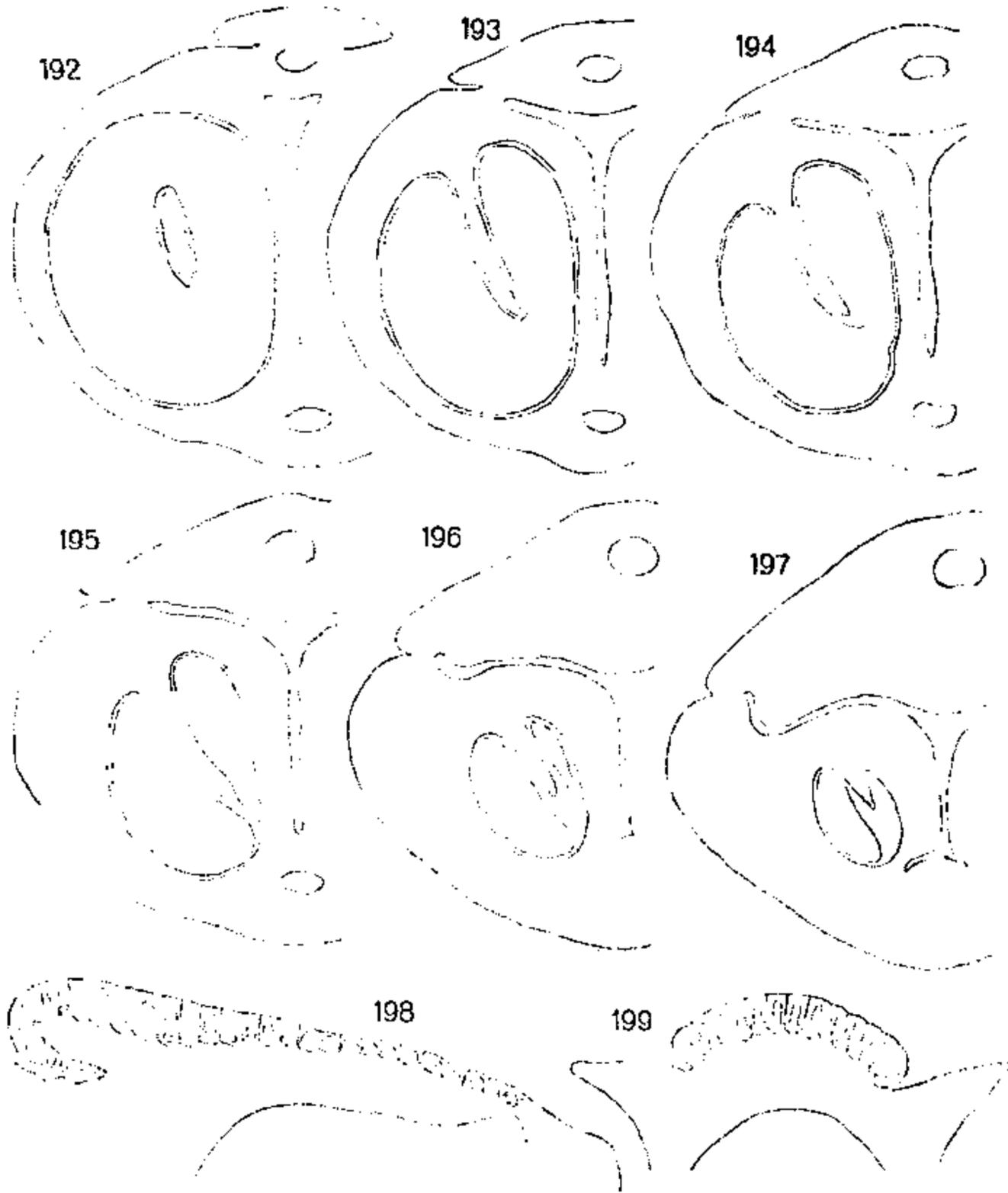


Fig. 192—199. **Oncidiinae.**

192—197. *Ada aurantiaca* Ldl.

Querschnitte durch die Anthere, von der scheinbaren Spitze gegen das Rostellum zu.

198.—199. *Odontoglossum pulchellum* Batem.

198. Längsschnitt durch die Stipesplatte.

199. Querschnitt durch die Stipesplatte.

Man sieht auf freipräparierten, in der Mediane durchschnittenen Gynostemien deutlich, wie auf dem jüngsten Stadium (Fig. 182) die Anthere noch fast aufrecht steht: in älteren Stadien an der Basis all-

mählich umbiegend (Fig. 183), geht die Anthere schließlich zur völlig horizontalen Lage über (Fig. 184, der im wesentlichen der Längsschnitt [Fig. 179] entspricht). Die Fig. 180 und 181 geben die Frontalansichten wieder von Gynostemium, wie sie die Fig. 182 bzw. 183 längsgeschnitten zeigen.

Neben solchen Formen mit schließlich vollkommen horizontal gelagerter Anthere finden sich im *Cochlioda Noezliana* (Fig. 191 A u. B), *Brassia verrucosa*¹⁾ und im Extrem noch in *Miltonia vexillaris*²⁾ Formen, bei welchen nicht nur eine Horizontallage der Anthere, sondern durch besonders starkes Wachstum der Außenpartie der Konnektivbasis die Anthere nahezu wieder vertikal nur mit der Spitze nach abwärts, also um 180° gebogen, sich findet.

Das ist insofern von Interesse, weil derartige Formen überleiten zu den später zu besprechenden *Catasetinen*, bei welchen die Verhältnisse noch dadurch extremer liegen, als es hier nachträglich noch zur Verwachsung von Konnektiv und der gegen dasselbe zugewandten Vorderseite der Anthere kommt.

Es erübrigt noch die Besprechung der Fälle, wo die Biegung annähernd in der Mitte der Anthere sich vollzieht, wie bei *Ada aurantiaca* und *Gomeza planifolia*. Der Längsschnitt durch das Gynostemium von *Gomeza planifolia* (Fig. 185) zeigt wieder die sehr mächtige Entwicklung der Antheren- und damit auch der Pollinienrückseite, während die Vorderseite auf die kurze Partie unmittelbar dem Rostellum gegenüber beschränkt ist. An dem einen getroffenen Pollinium ist deutlich wieder am vorderen Ende die Tapetenkappe zu sehen. Querschnitte durch *Ada aurantiaca* zeigen *mutatis mutantis* die völlige Übereinstimmung mit Bildern, wie sie sich bei *Cymbidium* ergaben. Die Schnitte, die quer zur Längsachse des ganzen Gynostemiums geführt sind, zeigen zunächst in Fig. 192 die Stelle der Umbiegung der Anthere getroffen, um dann gleichzeitig allmählich gegen Basis und Spitze der Anthere zu vorzugehen. Die Pollinienverbindung innerhalb einer Theka ist wieder auf der Konnektivseite der Pollinien ausgebildet. Dabei bleiben die Pollinien in ihrer basalen Partie zunächst frei (hinterer Teil der Schnitte 195, 194, 193). An der Antherenumbiegungsstelle beginnt die Vereinigung. Fig. 192 zeigt die Vereinigung der hinteren Flanken der beiden Pollinien zweimal getroffen, wobei in der hinteren Partie der Figur die Pollinienflanken unmittelbar nach ihrem Zusammen-

1) Ldl.

2) Nichols.

fließen, im vorderen Teil der Figur nach ihrer Umbiegung getroffen sind. Dabei ist hier bereits die Vereinigung der Pollinien in ihrer ganzen Breite erreicht. Dann nimmt gegen die Spitze zu die Breite der Verbindung wieder allmählich ab (Fig. 194 vorne), bis es schließlich zur völligen Trennung der sporogenen Partien der Pollinien kommt, die aber durch die mächtig entwickelte, von beiden Seiten her zusammenfließende Tapete zusammengehalten werden (Fig. 195—197). Auch hier erstreckt sich die Tapete wieder über die apikalen Enden der Pollinien hinaus.

Ebenso einheitlich und gleichförmig wie die Ausbildung der Pollinien ist die des Rostellums. Allen untersuchten Arten ist gemeinsam die Abstumpfung des apikalen Rostellendes. Dabei liefert als Fortsetzung des Schleimgewebes der Narbenhöhle ein mehrere Zellagen tiefes Gewebe die Rostellklebmasse, während an der der Anthere zugewandten Seite des Rostellums eine mittlere Partie der Epidermis zur Stipesplatte umgebildet ist, deren Zellen durch hufeisenförmige Wandverdickungen ausgezeichnet sind (Fig. 198 u. 199).

Sarcanthinae.

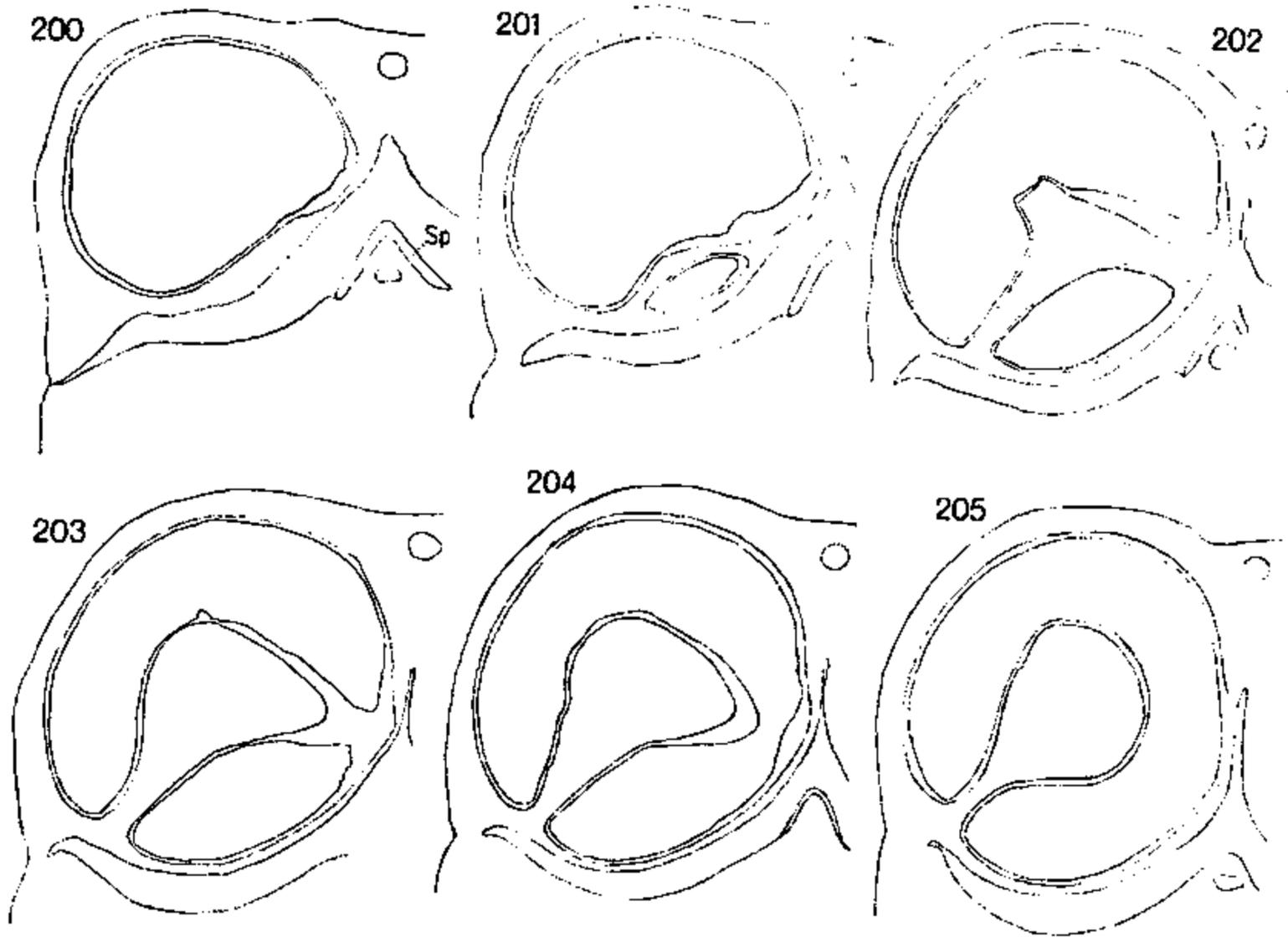
Die Gruppe ist hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien gegenüber der vorher betrachteten Gruppe der Oncidiinen gut charakterisiert. Die Vergrößerung der Tapete, die wie bei allen bisher besprochenen Formen auch hier sich wieder findet, erfolgt jeweils an den einander zugekehrten Partien der Pollinien, und zwar in der oberen Hälfte und hier wieder an den gegen innen und dem Konnektiv zugewandten Flanken (Taf. XII, Fig. 2 und 3).

Die Anthere selbst zeigt bei der Gruppe regelmäßig die Umbiegung unmittelbar an ihrer Basis, so daß die Theken selbst von der Umbiegung nicht erfaßt werden.

Hinsichtlich der Vereinigung der Pollinien bewegt sich die Gruppe zwischen den beiden möglichen Extremen: einerseits, daß die Pollinien ganz getrennt bleiben, das ist der Fall bei *Renanthera Imschootiana* und einigen anderen, oder die Pollinien einer Theka sind am vorderen und hinteren Ende jeweils miteinander vereinigt, wie z. B. bei *Anocentrum miniatum* und *Sarcochilus teres*¹⁾, während in der Mehrzahl der Fälle die Vereinigung der Pollinien nur an deren einer, und zwar der dem Konnektiv zugekehrten Seite erfolgt.

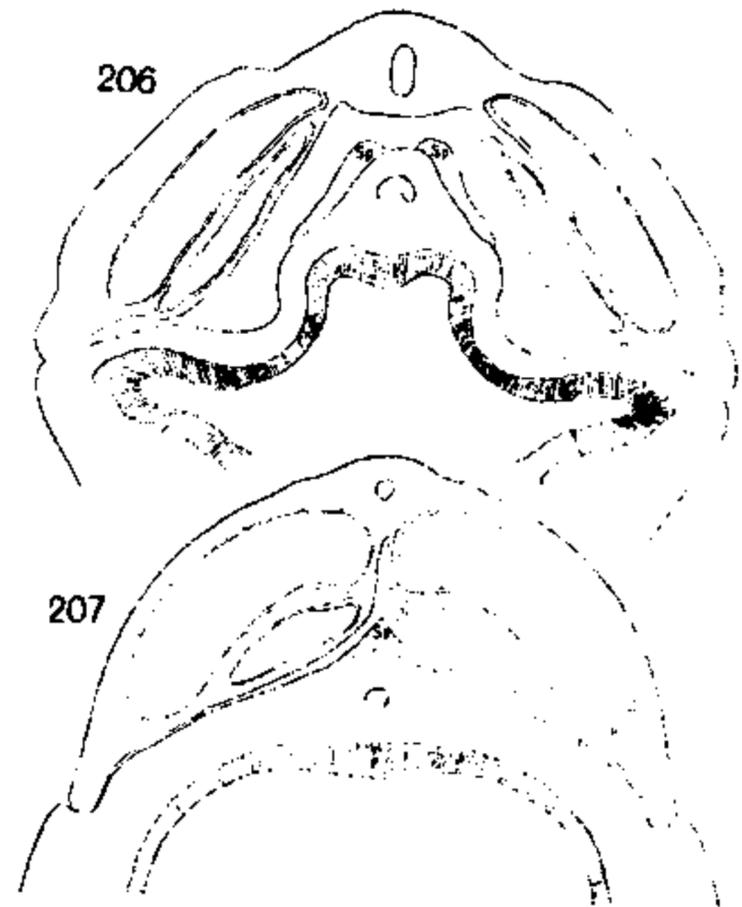
Ein derartiger Fall liegt vor z. B. bei *Aerides odoratum*. Die

1) Rehb. f.

Fig. 200—205. *Sarcanthinae*.

200—205. *Aerides odoratum* Lour. Querschnitte durch die eine Theka der Anthere, von der Spitze gegen die Basis zu fortschreitend.

Fig. 200—205 zeigen Querschnitte durch die Anthere. Fig. 205, wo die Anthere nahe ihrer Basis getroffen ist, zeigt die Vereinigung beider Pollinien einer Theka auf deren Konnektivseite in ganzer Breite. Gegen die Spitze der Anthere fortschreitend, beginnt dann eine allmähliche Versmälnerung des die beiden Pollinien verbindenden Zwischenstückes aus sporogenem Gewebe, während die Tapete sich verbreitert (Fig. 204), bis schließlich die sporogenen Massen beider Pollinien nicht mehr zusammenhängen und nur die breite Tapete die Verbindung zwischen ihnen aufrecht erhält (Fig. 203). Nahe dem Ende der Theken hört auch

Fig. 206—207. *Sarcanthinae*.

206. *Angraecum sesquipedale* Thou. Tangentialschnitt durch das Gynostemium.

207. *Angraecum eburneum* Bory. Deegl.

die Verbindung mittels der Tapete zwischen den Pollinien auf, lediglich an den einander zugekehrten Seiten, und an der Stelle, wo weiter gegen die Mitte zu die Vereinigung der Pollinien erfolgt, bleibt für eine Strecke die Tapete noch verbreitert (Fig. 202 und 201), bis sie schließlich ganz am oberen Ende der beiden Pollinien wieder die

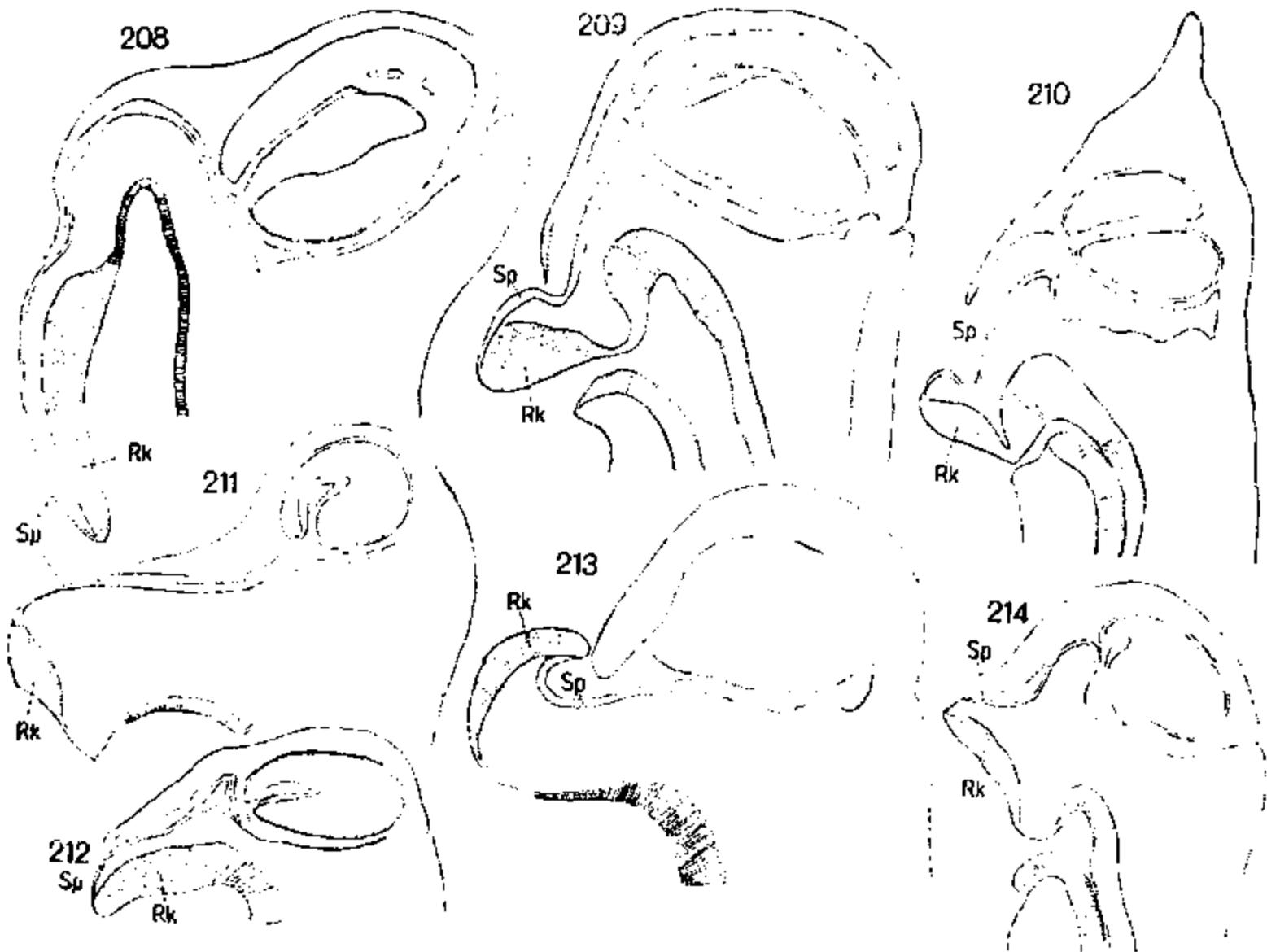


Fig. 208—214. *Sarcanthinae*.

208. *Phalaenopsis Stuartiana* Rehb. Längsschnitt durch das Gynostemium.
 209. *Renanthera Imschootiana* Rolfl. Desgl.
 210. *Acampe Loheriana* Krzl. Desgl.
 211. *Saccolabium Sanderianum* Krzl. Desgl.
 212. *Vanella lamellata* Ldl. Desgl.
 213. *Saccolabium epichysiochilum* Krzl. Desgl.
 214. *Anocentrum miniatum* Schltr. Desgl.

normale geringe Breite besitzt. Ebenso wie *Aerides* verhalten sich hinsichtlich der Bildung der Pollinien von den untersuchten Formen: *Angraecum eburneum* und *sesquipedale*, *Vanda lamellata*, *Stauropsis lissochiloides*¹⁾, *Euanthe Sanderiana*²⁾ und *Phalaenopsis Schilleriana*.

In Fällen, wo es wie bei *Renanthera Imschootiana*, *Trichoglottis Solerederi*³⁾ und *Acampe Loheriana* zu einer Vereinigung

1) Pfitzer.

2) Schltr.

3) Krzl.

der Pollinien überhaupt nicht kommt, findet nichtsdestoweniger an den vorderen Pollinienhälften an den einander zugekehrten Seiten bis annähernd zur Mitte der Pollinien die Tapetenverbreiterung statt. Querschnitte durch die vordere Hälfte der Anthere gleichen vollständig denen der Anthere von *Aerides* und ähnlichen. Der Längsschnitt (Fig. 209) zeigt die Rückführung der vorne verbreiterten Tapete auf deren normale Breite in der basalen Hälfte der Pollinien.

In Betreff des nach dem anderen Extrem hinneigenden Falles, daß die Pollinien an beiden Flanken zusammenfließen, so repräsentiert *Anocentrum miniatum* zunächst eine noch weniger abgeleitete Form: die an beiden Flanken vereinigten Pollinien stellen einen vorne und hinten geöffneten Zylinder dar. Meist kommt es am basalen Ende der Pollinien noch zu einer völligen Vereinigung des sporogenen Gewebes. Das somit erreichte Doppelpollinium besitzt an seinem vorderen Ende bis etwa zu seiner Mitte einen Kanal, der von einer breiten Tapetenschicht ausgekleidet ist, so z. B. bei *Saccolabium Sandrianum* (Fig. 211). In den allerextremsten Fällen, z. B. bei *Sarcophilus teres*, kann dieser Kanal so eng sein, daß die ihn ringsum kleidende Tapete das sterile Gewebe zwischen sich vollkommen verdrängt, und das ganze Doppelpollinium einer Kugel gleicht, in deren vorderen Ende ein bis zur Mitte reichender Tapetenpfropf sich befindet.

In der Ausbildung des Rostellums, insbesondere des Stipes, herrscht große Mannigfaltigkeit: erstens hinsichtlich der Länge der Stipesplatte, wobei die Frage offen bleiben muß, ob und wie weit die Länge des Stipes in Korrelation mit der Tiefe der Narbenhöhle steht oder eine Anpassung an blütenbesuchende Tiere darstellt; zweitens hinsichtlich der Konfiguration der apikalen Rostellpartie. Hier kann es zu einer Ausbildung kommen, die ganz der der früheren Formen, z. B. einer *Lycaste*, entspricht; so bei *Phalaenopsis Stuartiana* (Fig. 208). Das Rostellum, von lappenförmiger Gestalt, ist an seinem vorderen Ende weit über den Eingang der Narbenhöhle ausgezogen. Daneben treten Formen auf, bei welchen es am Rostellum, mag es nun so lange ausgezogen sein wie bei *Saccolabium Sandrianum* (Fig. 211) oder von der geringen Länge der meisten übrigen Formen sein, an seinem oberen Ende, besonders an der der Anthere abgewandten Seite, zu einer eigentümlichen Aufbauschung der Gewebemasse in der Richtung senkrecht zur Rostelllängsachse kommt. Es hat den Anschein, als würde in Formen, wie sie die Fig. 211 und 214 wiedergeben, die Klebscheibe rein dem apikalen Ende des Rostellums entsprechen, also hervorgehen aus Gewebe, das den beiden Seiten des Rostellums angehört. Der Vergleich

mit weniger extremen Formen zeigt indes, daß die Klebmasse in allen Fällen nur einer, und zwar der der Anthere abgewandten Seite des Rostellums entspricht, eine Tatsache, die auch mit der Ableitung der Klebmasse von dem Schleimgewebe der Narbe vollkommen in Einklang steht.

Die Reihe beginnt mit Formen wie *Phalaenopsis Stuartiana* (Fig. 208) und *Vanda lamellata* (Fig. 211). Die Rostellklebmasse, unmittelbar an die Schleimschicht grenzend, liegt deutlich sichtbar auf der der Anthere abgewandten Seite des Rostellums. Bei *Renanthera Imschootiana* (Fig. 209) beginnt die allmähliche Aufbiegung dieser Seite und die scheinbare Verlagerung der Klebmasse an das apikale Ende des Rostellums. Über Formen wie *Acampe Loheriana* (Fig. 210) und *Anocentrum minatum* (Fig. 214) gelangen wir zu *Saccolabium Sanderianum* (Fig. 211). Die Klebscheibe liegt jetzt scheinbar apikal. Bei *Saccolabium epichysiochilum* (Fig. 213) geht die Verschiebung noch weiter. Die Klebmasse scheint nahezu auf die der Anthere zugewandte Seite des Rostellums verlagert, also der Stipesplatte homolog zu sein.

Interessant ist bei *Anocentrum miniatum* übrigens, daß die der der Anthere abgewandten Rostellseite eigentümliche Aufbauschung des Gewebes sich auch wiederholt auf der Seite der Stipesplatte. Damit ist sekundär wieder der Ausgangspunkt erreicht. Man erkennt infolge der beiderseits stattfindenden Aufbauschung der Gewebemasse deutlich die Zugehörigkeit der Stipesplatte und Klebmasse zur Rostell-Unter- bzw. Oberseite. Die Rostellbildung einer *Phalaenopsis* ist von der eines *Anocentrum* unterschieden nur durch den größeren (fast rechten) Winkel, in dem Stipesplatte und Rostellklebmasse hier zueinander stehen, während sie dort einander fast parallel angeordnet entwickelt sind.

Bei der Mehrzahl der zur Gruppe gehörigen Gattungen ist die Ausbildung des Stipes eine derartige, daß das Stipesband hervorgeht aus einer mittleren Partie der Epidermis der der Anthere zugewandten Rostellseite, wobei aus den beiden Theken nach ihrer Öffnung mittels des aus der Tapete hervorgehenden Klebstoffes die Pollinien sich links und rechts an das obere Ende der Stipesplatte anheften.

Bei *Angraecum sesquipedale* (Fig. 206) und einigen anderen kommt es nun zu einer Trennung dieses sonst das Stipesband liefernden Epidermisstreifens in drei Zonen, deren mittlere in ihren Zellen sich nicht weiter differenziert, während die Streifen auf beiden Flanken die für die Stipeszellen charakteristische Verschleimung und Verdickung aufweisen. Entsprechend der Sonderung in zwei Stipesbänder wird

auch die dem Stipes zugehörige Klebmasse in zwei getrennte Partien zerteilt. An jedem der hiermit gebildeten Halbstipites setzt sich das aus der zunächst gelegenen Theka stammende Doppelpollinium an. Damit ist es zu einer Selbständigmachung der Pollinien einer jeden einzelnen Theka gekommen, die eine Parallele bei Formen wie *Orchis masculus* und ähnlichen Formen aus der Gruppe der Ophrydinen hat. Übergänge finden sich nach den Angaben Pfitzer's in der Gruppe der Oncidiinen in der Gattung *Cryptarrhena*, wo es zu einer sehr tiefen Zweiteilung des Stipesbandes kommt, das jedoch in seinem gegen die Klebmasse zugekehrten Ende noch einheitlich entwickelt ist.

Catasetinae.

Die Gruppe würde sich rein formal morphologisch betrachtet, näher anschließen an die Oncidiinen, besonders an Formen wie *Miltonia*.

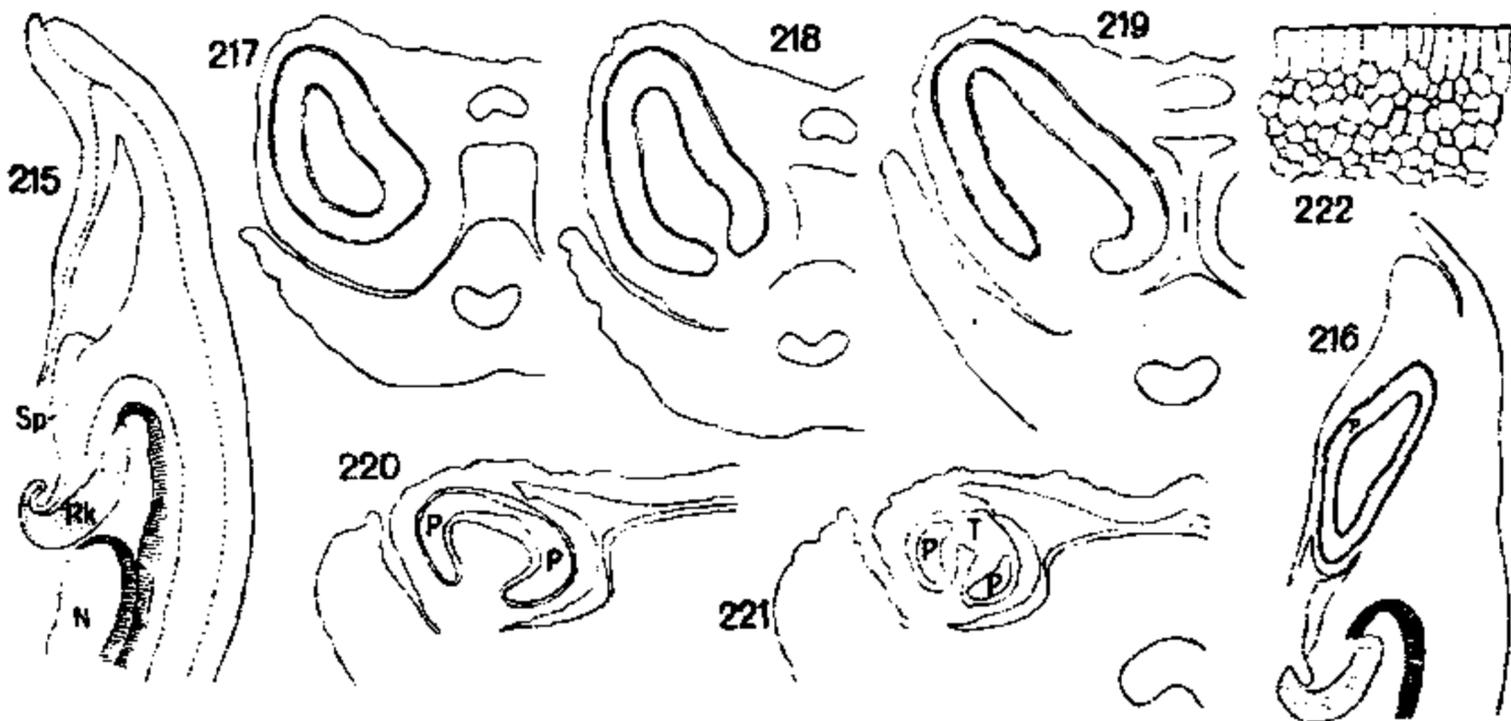


Fig. 215—222. Catasetinae.

215—222. *Catasetum spec.*

215. Medianer Längsschnitt durch das Gynostemium.

216. Längsschnitt durch das Gynostemium, etwas seitlich von der Mediana.

217—221. Querschnitte durch die Anthere, von der Basis gegen die morphologische Spitze zu fortschreitend.

222. Partie der Stipesplatte.

Sp = Stipesplatte, *Rk* = Rostellklebmasse, *N* = Narbe.

Wenn sie hier an letzter Stelle aufgeführt wird, so geschieht es aus dem Gedanken heraus, daß es am Platze ist, die Untersuchungen, die sich damit befaßten, die organographischen Beziehungen zwischen Anthere und Rostellum zu verfolgen und die in ihrer Darstellung von den einfachsten Formen ausgehend zu den höchst entwickelten Formen fortschritten, abzuschließen mit einer Gruppe, bei der sich zu der höchstmöglichen Kompliziertheit der Bildung in Anthere und Rostellum

in rein morphologischer Hinsicht, noch eine Einrichtung gesellt, welche die Ablösung der Pollinien nicht auf dem grob mechanischen Wege, der sonst der allgemeine ist, erreicht, sondern vermittels eines reizphysiologischen Vorganges.

Um zunächst auf die morphologischen Verhältnisse einzugehen, so handelt es sich, worauf bereits anlässlich der Besprechung von *Miltonia* hingewiesen wurde, um eine Umbiegung der Anthere an ihrer Basis um 180° . Dabei ist es neben der Umbiegung der Anthere noch zu einer vollständigen Verwachsung des Konnektivs mit der Vorderseite der beiden Antherentheken gekommen, mit der in Zusammenhang steht die Verlagerung der Thekenaufrißstelle von der Mitte der Vorderseite, die eben mit dem Konnektiv verschmilzt, nach den einander zugewandten Seiten der Theken.

Die Sache wird aus dem Vergleich von Längs- und Querschnitten durch das Gynostemium klar. Würde es sich um eine rein aufrecht stehende Anthere handeln, was auf Grund des nicht medianen Längsschnittes der Fig. 216 anzunehmen nahe liegt, so müßte die Anthere nach außen ihre beiden Theken offen liegen haben, nicht aber könnten die beiden (scheinbaren, nicht morphologischen!) Vorderseiten der Theken durch ein mit einem Leitbündel versehenes, konnektivähnliches Gebilde miteinander verbunden sein. Eindeutig bestätigt der mediane Längsschnitt (Fig. 215) die oben gemachte Annahme. Am oberen Ende der Säule biegt hier das Konnektiv um, das Leitbündel setzt sich auch in den umgeschlagenen Schenkel fort.

Querschnitte durch die Säule am oberen Ende treffen, der Umbiegung entsprechend, zunächst das basale Ende der Theken, wo es zwischen den beiden Pollinien jeder Theka zu einer völligen Vereinigung an ihren beiden Flanken kommt (Fig. 217), die sich aber wie Querschnitte gegen die Mitte zu zeigen, nur an der Konnektivseite, die hier dem Labellum zu liegt, erhält (Fig. 218—220). Bis dann nahe der morphologischen Spitze der Anthere die Pollinien sich trennen (Fig. 221) und die Verbindung aufrecht erhalten wird nur durch die sehr breite Brücke von Tapetenzellen, die wieder den Klebstoff zur Anheftung der Pollinien an die Stipesplatte liefern.

In der Ausbildung des Stipes schließt *Catasetum* sich aufs engste an die Formen der beiden zuletzt besprochenen Gruppen an. Besonders die Übereinstimmung mit *Saccolabium epichysiochilum* in der schuhförmigen Aufbiegung der äußersten Rostellspitze fällt auf, wenn auch bei *Catasetum* die Stipesplatte, im Gegensatz zu dieser Form, aus vielen Zellschichten sich aufbaut.

Die Loslösung des Pollinariums betreffend, so wird sie erreicht durch einen Reiz, der aufgenommen wird durch eine der beiden Antennen, Anhangsgebilden zu beiden Seiten des Gynostemiums. Unter dem Einfluß des Reizes, der von hier bis zur Stipesplatte weitergeleitet wird, „streckt sich der Stipes in seiner Längsrichtung gerade und wirft die Klebscheibe mit Macht nach vorne. Diese Bewegung ist so heftig, daß das ganze Pollinarium aus der Blüte ausgeschleudert wird und mit der Klebscheibe voran durch die Luft fliegt. Trifft es dabei auf ein Hindernis, so wird es mit der jetzt nach außen gekehrten Klebscheibe befestigt“ (zit. aus Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1913 pag. 569).

Allgemeiner Teil.

Am Schlusse der Betrachtung der einzelnen Gruppen angelangt, erscheint es zweckmäßig, die gefundenen Resultate vergleichend darzustellen.

1. Ausbildung der Pollinien.

Es wurde einleitend betont, daß hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien diejenigen Formen als verhältnismäßig ursprünglich anzusehen sind, bei welchen die Anthere in ihrer Ausbildung im wesentlichen übereinstimmt mit der für die Angiospermen im allgemeinen typischen Antherenform. Das ist der Fall bei den diandrischen Apostasiinen und Cypripedilinen, mehrfach indes auch innerhalb einzelner Gruppen der Monandrae; nur daß es hier gegenüber den diandrischen Orchideen mit im Pollenfach freiliegenden Pollenkörnern zu den für die monandrischen Orchideen typischem Zusammenschluß der aus der Reduktionsteilung hervorgehenden Pollentedraden zu mehr oder minder festgefügtten Pollinien kommt. Von den hier untersuchten Formen kommen in Betracht von Polychondreen die Gattungen *Bletilla* und, abgesehen von einer kleinen Abweichung, *Sobralia*, von den Kerosphaereen die der ersten Hauptgruppe angehörigen *Dendrobieen* und *Bolbophyllinen*, von den Formen der zweiten Hauptgruppe *Goodyera*, während von der dritten Hauptgruppe allenfalls noch einzelne Gattungen der Gruppen der *Maxillarin*en und *Lycastinen* anzuführen sind.

Was nun die Umbildung der Pollinien betrifft, so hat sie sich nach mehreren Richtungen divergierend vollzogen. Das schließt indes

nicht aus, daß innerhalb einer Entwicklungsreihe nach einer Richtung hin vereinzelt Variationen auftreten, die uns einen Einblick geben in das Zustandekommen einer Entwicklung, die sich nach einer anderen Richtung hin bei anderen Formen bereits vollzogen hat.

Es sind im ganzen drei Entwicklungsrichtungen zu unterscheiden:

1. Von einer einheitlich geschlossenen Pollenmasse von der Form, die dem Umfang eines normal entwickelten Pollenfaches entspricht, ausgehend, tritt mehr und mehr die Zerteilung der sporogenen Gewebemasse in mehrere Partien auf; dabei kommt es in der Mitte des Gesamtpolliniums zur Bildung einer Partie sporogenen Gewebes, der Caudicula, einer Einrichtung, die der leichteren Anheftung des Polliniums an in die Blüte eindringende Tiere zu dienen scheint (Eria, Nephelaphyllum, Laeliinae, Phajinae, Pleurothallidinae, Glomerinae, Podochilinae).

2. Am oberen Pol jedes Polliniums wird nicht mehr die normale Breite beibehalten, sondern es kommt zur Bildung eines spitzenförmigen Endes, das mit erhöhter Klebrigkeit ausgezeichnet, gleichfalls eine Einrichtung zur leichteren Ermöglichung der Pollinienanheftung darzustellen scheint (Coelogyninae, Physurinae, Spiranthinae).

3. Im Zusammenhang mit der Ausbildung eines komplizierten Apparates am Rostellum, des Stipes, zum Zweck der Pollinienanheftung, kommt es an den Pollinien zur stellenweise sehr mächtigen Ausbildung der das sporogene Gewebe umkleidenden Tapete, die vor Öffnung der Anthere sich in ihrer Gesamtheit in eine, die Pollinien an die Stipesplatte heftende Klebmasse umwandelt. Parallel damit geht das Zusammenfließen des sporogenen Gewebes einer Theka zu einem mehr oder minder einheitlichen Doppelpollinium (Formen der dritten Hauptgruppe).

Es sei die Entwicklung nach den drei angegebenen Richtungen noch genauer verfolgt.

Ad 1. Ausgehend von einheitlich geschlossenen Pollenmassen, wobei zwischen polychondren und kerosphären Formen nicht unterschieden sei (Bletilla, Dendrobium, Bolbophyllum), findet sich der erste Schritt einer Differenzierung im Pollinium von *Coelia bella* (Fig. 50 links). Es kommt zur Bildung einer großen einheitlichen Pollenmasse, mit der jeweils vorne ein schmaler flügelartiger Streifen sporogenen Gewebes verbunden ist. Das ist vereinzelt auch der Fall bei *Nephelaphyllum*. Dort kommt es in der Regel indes zur mehr oder minder völligen Durchtrennung des vorderen Flügels von der Pollinienhauptmasse, mit der er nur im oberen oder unteren Ende

verbunden bleibt. Der vertikalen Durchteilung des Polliniums geht parallel die horizontale. Parenchymatisches Gewebe dringt buchtenförmig gegen die hintere Flanke des Polliniums vor (*Eria javanica*), bis, immer tiefer um sich greifend, steriles Gewebe auch die vertikale Zerteilung des Polliniums einleitet. (Äußeres Pollinium von *Nephelaphyllum* [Fig. 25], *Laelieae* u. a.) Indes findet die Einwucherung von sterilem Gewebe nicht immer von der Mitte der hinteren Flanke aus statt, sondern kann sich mehr und mehr gegen die obere Partie der Pollinien zu verschieben (*Laeliocattleya* — *Brassavola* — *Cattleya*).

In all den erwähnten Fällen verläuft die Vorderseite der Anthere annähernd parallel mit der Längsachse der Anthere. Daneben kommt es bei anderen Formen zu starker Vorwölbung der Antherenvorderseite und zur entsprechenden Ausziehung der Caudicularbänder. *Laelia*, *Neolauchia*, *Arpophyllum* und *Eria floribunda* sind die einzelnen Etappen auf diesem Wege. Damit kann sich kombinieren, daß die Vorwölbung der Antherenvorderseite nicht in der Mitte erfolgt, sondern stark nach oben zu verlagert ist (*Phajinae*).

Von den Formen mit weitgehender Durchteilung der Pollinien leiten sich ohne weiteres ab die Formen, bei welchen es so zur Reduktion des sporogenen Gewebes gekommen ist, daß nur noch die untere Hälfte jedes Polliniums sich erhalten hat (*Pleurothallidinae* mit Ausnahme von *Octomeria*).

Die Ausbildung der Caudicula betreffend, so wurde gezeigt, wie ihre erste Andeutung sich im flügelartigen Bande an der Pollinienvorderseite bei *Coelia bella* findet. Von hier aus kommt es schließlich zur streckenweisen vollständigen Loslösung von Caudicula und dem übrigen sporogenen Gewebe. Nur an den Enden der Pollinien, bei den *Cattleyeae* und den meisten *Pleurothallidinae* nur am unteren Ende, bleibt die Verbindung zwischen Caudicula und den eigentlichen Pollinien erhalten. Dabei finden sich zunächst Formen, wo sich das die Caudicula bildende Gewebe in der Ausbildung von dem der eigentlichen Pollinien nicht unterscheidet; nur hinsichtlich der die Caudicula umkleidenden Tapete kommt es in der Regel zur Bildung größerer Zellen, als sie die Tapete der eigentlichen Pollinien aufweist. In anderen Fällen gewinnt die Vergrößerung der Tapete an Umfang, indem zunächst einige Zellen am Rande des sporogenen Gewebes der Caudicula sich tapetenähnlich umbilden (*Laelia*), bis schließlich bei den *Cattleyeen*, zusammen mit der Reduktion des sporogenen Gewebes auf eine einzige Zellage, eine erhebliche Verbreiterung der Tapete auftritt, die bei *Encyclia* und *Epidendrum* soweit geht, daß es im basalen Teil der Caudicula zur

völligen Unterdrückung des sporogenen Gewebes zugunsten der vielschichtigen Tapete kommt und bei *Cattleya* die Tetraden der Caudicula vor Eintritt der letzten Teilung Depressionserscheinungen zeigen.

Zur Unterdrückung des sporogenen Gewebes der Caudicula kommt es auch besonders in allen den Fällen, wo die Caudicula infolge der starken Vorwölbung der Antherenvorderseite sehr lang ausgezogen ist (*Eria floribunda*, *Ceratostylis*), dabei ist in diesen Fällen auch die Bindung, welche die Tapete zwischen je zwei Halbpollinien herstellt, eine derartig lockere, daß es sekundär zur Bildung von acht freien stark zugespitzten Pollinien kommt. Im Extrem durchgeführt ist die Sache schließlich bei *Appendicula*, wo die Verbindung je zweier Halbpollinien auch nicht mehr durch die Tapete erfolgt, sondern viermal zwei Halbpollinien zusammenhangslos in der Anthere liegen.

Ad 2. Die Bildung ähnlicher, oben stark zugespitzter Pollinien, wie sie bei den eben erwähnten Formen sekundär durch Zerteilung der Pollinien erreicht wird, findet sich bei den jetzt zu besprechenden Formen, nur daß sie hier nicht zustande kommt durch Aufteilung eines Polliniums erst in zwei Hälften und deren schließliche völlige Trennung, wobei letzten Endes acht Pollinien resultieren, sondern durch allmähliche Zuspitzung der oberen Enden der vier Pollinien der Anthere. Es ist klar, daß es sich in diesen Fällen allein um die von Pfitzer viel zu allgemein angenommene Acrotonie handelt. Dabei stellt Goodyera, mit der nur geringen Zuspitzung seiner Pollinien, den ersten Schritt der Umbildung dar, bis es schließlich bei *Haemaria* und *Spiranthes* zu sehr starker Zuspitzung und Verlängerung der oberen Pollinienenden kommt, während bei den *Coelogyninen*, mit Ausnahme von *Platyclinis*, an den Stellen der Zuspitzung noch eine sehr mächtige Verbreiterung der Tapete stattfindet.

Ad 3. Es wurde bei Besprechung der Formen der ersten Hauptgruppe und auch von *Ceratostylis* mehrfach darauf hingewiesen, wie sich mit der Zerteilung der einzelnen Pollinien des öfteren das Zusammenfließen der beiden Pollinien einer Theka kombiniert. Von *Nephelaphyllum*, wo die caudicularen Partien jedes Polliniums einander sehr nahe gerückt sind, geht der Weg zu *Eria javanica*, wo in der Mitte für eine kurze Strecke die beiden Tapeten jenes Polliniums zusammenfließen. Ein Zusammenfließen der Tapete der Caudicula auf eine längere Strecke findet sich bei *Encyclia* und *Epidendrum*, bis schließlich bei *Octomeria*, *Restrepia* und *Ceratostylis* auch das sporogene Gewebe der beiden Pollinien jeder Theka für eine kurze Strecke sich vereinigt. Schließlich fand sich bei *Coelia bella* an den hinteren Flanken des

Polliniums nahe der Antherenspitze die Vereinigung des sporogenen Gewebes in voller Breite der Pollinien.

Diese Art der Vereinigung findet sich nun durchwegs bei den untersuchten Gongorinen, Oncidiinen, Sarcanthinen und Catasetinen, nur daß es sich hier auch um ein Zusammenfließen in nahezu der gesamten Höhe der Pollinien handelt. Damit kombiniert sich gegen das obere Ende der Pollinien zu, da wo die Verbindung der Pollinien unter sich durch sporogenes Gewebe aufhört, daß die Verbindung weiter aufrecht erhalten wird durch Zusammenfließen der hier mächtig verbreiterten Tapete, die sich bei den Oncidiinen sogar noch erheblich über das obere Ende der Pollinien hinaus, ihnen kappenförmig aufsitzend, ausdehnt, während bei den Sarcanthinen im allgemeinen die Tapete in beträchtlicher Breite sich auf die vorderen und oberen Hälften der einander zugekehrten Breitseiten der Pollinien erstreckt.

Eingeleitet findet sich diese Art der Verbindung der beiden Pollinien bei den Gruppen der Maxillarinien, Lycastinen, Cymbidiinen und Cyrtopodiinen. Dabei finden sich bei den Maxillarinien noch die ersten Anfänge der Vereinigung. Bei *Trigonidium* kommt es nur am oberen Ende der Pollinien an einer kleinen Stelle zur Verbreiterung der Tapete, ein Zusammenfließen beider Tapeten findet noch nicht statt. Das ist erst der Fall bei den übrigen untersuchten Maxillarinengattungen. Desgleichen bei *Zygopetalum* und den Lycastinen. Gleichzeitig mit der Vergrößerung der Tapete kommt es in den die Pollinien verbindenden Tapetenrücken auch zur Ausbildung sporogenen Gewebes. Bei *Cymbidium* und *Cyrtopodium* endlich erstreckt sich die Verbindung der beiden Pollinien von der Spitze an bis über mehr als die Hälfte in ihrer Höhe. Dabei überwiegt in der Gegend der morphologischen Spitze der Anthere die Bildung von Tapetenzellen, während gegen die Pollinienmitte zu mehr und mehr die Ausbildung sporogenen Gewebes stattfindet, bis schließlich die Verbindung der beiden Pollinien jeder Theka nur noch durch sporogenes Gewebe allein hergestellt ist. Damit ist von der eigentümlichen Biegung der Anthere, bei *Cymbidium* u. a. abgesehen, im wesentlichen die Pollinienausbildung erreicht, die für die Gongorinen, Oncidiinen, Sarcanthinen und Catasetinen charakteristisch ist, nur daß hier meist nicht eine allmähliche Verringerung des sporogenen Gewebes der Polliniumbrücken zugunsten eines allmählichen Überhandnehmens von Tapetengewebe wie bei *Cymbidium* stattfindet, sondern daß, von wenigen in die Tapete eingestreuten Pollentetraden abgesehen, die Verbindung der beiden Pollinien durch sporogenes Gewebe plötzlich abbricht, um einer stark verbreiterten Tapete Platz zu machen.

Parallel mit den letztgenannten Formen geht die Ausbildung der Pollinien bei den Ophrydinen. Auch hier findet an einem Ende der Pollinien eine Verbreiterung der Tapete statt, die zur Verbindung der beiden Pollinien jeder Theka führt. Nur daß sich die Verbindung nicht gegen die Pollinienmitte zu weiter ausdehnt, sondern vom basalen Ende der Pollinien weiter gegen die Basis der Theken zu fortschreitet, spitzenförmig sich in die nicht mehr von sporogenen Gewebe erfüllten unteren Partien der Theken erstreckend. In der weiten Ausdehnung der Tapete über das Ende der Pollinien hinaus bilden die Ophrydinen ein Analogon zu *Oncidium* und ähnlichen Formen, nur daß es sich hier um das Auftreten von besonders reich entwickeltem Tapetengewebe an der Spitze der Anthere, bei den Ophrydinen dagegen an der Basis der Anthere handelt.

Funktionell stimmen alle diese hier mächtig entwickelten Tapeten darin überein, daß ihre Zellen vor Öffnen der Anthere sich umwandeln in eine sehr elastische Klebmasse, vermittelt derer die Anheftung an die mit der Rostellklebmasse verbundene Epidermispartie erfolgt.

Es ergibt sich die Frage nach dem entwicklungsgeschichtlichen Zustandekommen der in den zuletzt betrachteten Fällen so bedeutend entwickelten Tapetenmasse. Es liegen drei Möglichkeiten vor:

1. Die Verbindungsbrücken aus Tapete und sporogenem Gewebe sind ihrer Entstehung nach homolog den eigentlichen Pollinien.
2. Die Verbindungsbrücken gehen hervor durch sekundäre Umbildung sterilen Gewebes der Anthere.
3. Eine Kombination der beiden Möglichkeiten.

Der Versuch, entwicklungsgeschichtlich eine Entscheidung zu treffen, begegnet bei den Orchideen mit wenigen Ausnahmen (z. B. *Ophrydinae*), unüberwindlichen Schwierigkeiten, insofern, als einerseits weder das Archespor durch besonderen Plasmagehalt gegenüber dem übrigen Grundgewebe der Anthere sich auszeichnet, andernteils, als die im Archespor vor sich gehenden Teilungen zu einer derartig unregelmäßigen Stellung der Wände führen, daß ein Unterschied zwischen den aus dem Archespor hervorgegangenen Gewebemassen und dem übrigen Gewebe der Anthere bereits in jüngeren Entwicklungsstadien sich nicht feststellen läßt.

Es ist indes die Wahrscheinlichkeit überaus groß, daß es sich bei der Bildung der Verbindungsbrücken zwischen den Pollinien um die Kombination der unter 1 und 2 aufgeführten Möglichkeiten handelt. Für die Homologie der Brücken mit den eigentlichen Pollinien sprechen alle die Fälle, in welchen die Verbindung der beiden ursprünglich ge-

trennten Pollinien in der Gesamtbreite erfolgt. Andernteils spricht für die sekundäre Umbildung parenchymatischen Gewebes in Tapetengewebe zunächst der Umstand, daß bereits in der Angiospermen-Anthere im allgemeinen die Bildung der Tapete keine einheitliche ist, insofern als die Tapete an der äußeren Seite des Pollenfaches zwar aus dem Archespor, die der inneren Seite jedoch sekundär durch Umbildung des Grundgewebes hervorgeht: ferner die bei *Bifrenaria* beobachtete Tatsache, daß in der Nähe der Tapetenbrücke einzelne Zellen des umgebenden Parenchymgewebes die Ausbildung von Tapetenzellen zeigten.

Gleichfalls unentscheidbar ist die Frage nach dem entwicklungsgeschichtlichen Zustandekommen der bei den Formen der ersten Hauptgruppe immer wiederkehrenden Zerteilung der Pollinien. Es wäre der beste Beweis für die oben gegebene Ableitung aller der auftretenden Pollinienformen von einem ursprünglich einheitlich geschlossenen Pollinium, wenn sich nachweisen ließe, daß das zwischen Pollinium und Caudicula befindliche sterile Gewebe gleichfalls aus dem Archespor hervorgeht und erst sekundär parenchymatischen Charakter annimmt. Doch ist es wahrscheinlich, daß es sich an den betreffenden Stellen bereits primär um die Rückbildung des sporogenen Gewebes und Hand in Hand damit um Ausdehnung des Grundparenchyms der Anthere handelt.

2. Ausbildung des Rostellums.

Hier kommt es zur Ausbildung von drei sehr einheitlichen Formen, deren Auftreten die Grundlage zu der in der vorliegenden Arbeit vorgenommenen Einteilung der Orchideen in drei Hauptgruppen abgibt, eine Einteilung, die indes insofern nicht allein auf der Ausbildung des Rostellums aufgebaut ist, als parallel mit der Ausbildung des Rostellums auch die charakteristische Ausbildung der Pollinien und die Konfiguration und Lage der Anthere geht.

Es wurde bereits einleitend darauf hingewiesen, daß in dem Rostellum die ihrer ursprünglichen Funktion entthobene und im Zusammenhang damit ungebildete mediane Narbe zu sehen ist. Die Umbildung ist morphologisch bereits eingeleitet bei den *Cypripedilinen*, indem es zur erheblichen Vergrößerung der medianen Narbe kommt. Das gleiche ist der Fall bei *Vanilla*. Die Umbildung der Funktion, die Rückbildung der Belebungsfähigkeit und die Umbildung der oberen Partie der Narbenschleimschicht in Klebmasse erzeugendes Gewebe setzt unvermittelt ein bei der Gesamtheit der in der ersten Haupt-

gruppe besprochenen Formen. Hier kommt es zur Bildung lockerer Klebstoffmassen, die nicht als Ganzes zusammenhängend sich ablösen.

Bei den in der zweiten Hauptgruppe zusammengefaßten Formen bleibt die Verbindung der Rostellklebmasse in ihrer Gesamtheit dauernd erhalten. Indem sie sich in ihrer Ausdehnung bis zur Epidermis der der Anthere zugekehrten Rostellseite erstreckt, löst sich diese in einer Ausdehnung, welche der der Klebmasse entspricht, mit ihr verbunden ab. Klebrig ist und für die Anheftung in Betracht kommt dabei in der geöffneten Blüte lediglich diejenige Partie der Klebmasse, mit welcher sie vor Ablösung in Verbindung mit dem übrigen Rostellgewebe stand. Bei Ophrydinen, wie *Orchis masculus* u. a. kommt es zu einer teilweisen Rückbildung des die Klebmasse erzeugenden Gewebes, indem diese sich nur erstreckt von der Epidermis der Antherenseite des Rostellums bis in die Mitte des Grundgewebes. Bei der Mehrzahl der Formen ist die Klebmasse in der Mitte der Rostellspitze ausgebildet, nur bei den meisten Orchidinen kommt es zu einer Teilung desselben in zwei Hälften, indem die Mittelpartie des Rostellums aus rein parenchymatischen Elementen aufgebaut ist, und die die Klebmasse liefernden beiden Rostellpartien seitlich unter den beiden, die Pollinien enthaltenden Theken liegen.

Schließlich in den Formen der dritten Hauptgruppe ist die Ausbildung des Rostellums insofern noch komplizierter, als eine bestimmt begrenzte Partie der Epidermis und bisweilen auch damit verbunden darunterliegende Schichten des Grundgewebes der der Anthere zugewandten Seite des Rostellums sich zu einem besonderen Organ entwickeln, das sich bei Ablösung der Klebmasse mit ablöst und als Träger der Pollinien funktioniert. Ein Analogon der bei der Mehrzahl der Ophrydinen sich findenden Aufteilung der Rostellklebmasse in zwei Hälften findet sich bei einigen Sarcantinen, indem es hier zur Bildung zweier Stipites kommt.

3. Beziehungen zwischen Anthere und Rostellum.

a) Beziehung zwischen der Ausbildung und Konfiguration der Pollinien und der Ausbildung des Rostellums.

Vergleicht man die Gestalt der Pollinien und die Bindung der sie bildenden Pollentetraden einerseits und die Ausbildung des Rostellums andererseits, so ergeben sich bestimmte Beziehungen zwischen beiden Organen. Bei den diandrischen Orchideen, den Formen, bei welchen auch die mediane Narbe noch belegungsfähig ist und nicht eine Umbildung wie bei den monandrischen Formen erhalten hat, also hinsicht-

lich der Art der Pollenübertragung von Anthere zur Narbe Verhältnisse bestehen, ähnlich wie sie für die von Insekten besuchten angiospermen Blüten im allgemeinen charakteristisch sind, ist auch die Ausbildung von Anthere und Pollen eine dem allgemeinen Angiospermentypus entsprechende. Es findet sich die Bildung je zweier Pollenfächer in jeder der beiden Theken der Anthere. Der Pollen ist weder zu Tetraden noch zu größeren Verbänden vereinigt, sondern liegt lose in den Pollenfächern. Bei den monadrischen Formen dagegen kommt es mit der Umbildung der medianen Narbe zum Rostellum zur Bildung einer Partie an demselben, deren Funktion in der Produktion von Klebstoff besteht, vermittels dessen die Pollenmassen an in die Blüte eindringende Insekten angeheftet werden, um von ihnen zur Narbe einer anderen Blüte getragen zu werden. Parallel mit der Bildung der Klebmasse geht die Vereinigung des Pollens zu Pollentetraden und dieser zu mehr oder minder einheitlich geschlossenen Pollinien. Dabei kann die Bindung der Pollentetraden eine lockere sein, wie bei den Polychondreen oder eine größere Anzahl von Pollentetraden bildet einen innigeren Verband, wie es bei der Massulabildung der Ophrydinen und Physurinen der Fall ist, oder es kommt wie bei den Kerosphaereen zu einer sehr innigen Vereinigung des gesamten Pollens eines Pollenfaches.

Neben der Zusammenfassung des Pollens der einzelnen Pollenfächer kommt es weiter noch zur Zusammenfassung der gesamten Pollenmassen einer Anthere: entweder die einzelnen Pollinien haften durch ihre Klebrigkeit im allgemeinen mit ihren Breitseiten aneinander (*Dendrobium*, *Bolbophyllum*, *Bletilla*) oder die sehr klebrigen Caudiculargebilde kleben an ihren Flanken aneinander, eine einheitliche Platte bildend, der die eigentlichen Pollinien ansitzen (*Laelia* usw.), oder aber es kommt sekundär zur Vereinigung aller Pollinien einer Anthere, indem in den Fällen, wo sich die Klebmasse als Ganzes vom Rostellum ablöst oder da, wo mit der Klebmasse in Verbindung die Ausbildung einer Stipesplatte vorliegt, daran die Pollinien sich anheften und mit deren Ablösung in ihrer Gesamtheit fortgeführt werden. Nur da, wo es zur Teilung der Klebmasse in zwei Hälften oder zur Bildung zweier Stipites kommt, können auch die Pollenmassen jeder Theka getrennt abgenommen werden.

Es liegt auf der Hand, die Zusammenfassung des Pollens der ganzen Anthere zu einer zusammenhängenden Masse und das Auftreten einer besonderen Klebmasse am Rostellum als gegenseitig bedingt aufzufassen. In Fällen, wo, wie bei der Anthere der Angiospermen überhaupt oder der diandrigen Orchideen, die Pollenmasse unverbunden

von der geöffneten Anthere dargeboten werden, wird einesteils ihre Anheftung an Blüten besuchende Insekten sehr leicht vor sich gehen, indem die nur ganz locker verbundenen Pollenkörner leicht an dem behaarten Insektenkörper hängen bleiben, anderenteils kann für den Fall, daß beim ersten Insektenbesuch nicht sämtlicher Pollen einer Anthere entführt wird, erneuter Besuch den noch übrigen Rest entfernen. Da, wo es zur Vereinigung des Pollens zu Pollinien und zu deren schließlicher völliger Zusammenfassung kommt, ist einesteils durch die relativ großen und deshalb schwer transportablen Massen eine Erschwerung der Fortführung des Pollens im allgemeinen geschaffen und muß deshalb durch die Bildung einer besonderen, die Anheftung ermöglichenden Klebmasse erleichtert werden, anderenteils muß, bildlich gesprochen, die Zusammenfassung aller Pollinien einer Anthere erfolgen, da ja die zu ihrer Anheftung bereitgestellte Rostellklebmasse nur einmal zur Verfügung steht. Die nur einmalige Wirksamkeit der Rostellklebmasse erhellt ohne weiteres in allen den Fällen, wo sie sich als Ganzes ablöst; anderenteils auch in denjenigen Fällen, in welchen die Rostellklebmasse nicht als Ganzes zusammenhängend, sondern als lockeres, flockiges Gefüge ausgebildet ist, kommt sie nur einmal für ihre Funktionen in Betracht, insofern als ein einmaliges Entfernen eines Teils der Klebmasse infolge der Exposition des Restes sehr schnell zu dessen Eintrocknung und Nichtmehrverwendbarkeit führt.

Was die Möglichkeit der Anheftung der Pollinien betrifft, so sind als die mit den zweckmäßigsten Einrichtungen versehenen Formen zweifellos diejenigen anzusehen, bei welchen die Stipesbildung stattfindet. Infolge des Zusammenhangs der Rostellklebmasse mit der Stipesplatte und dieser wieder mit den Pollinien, bedarf es nur der Entfernung und Anheftung der ersteren, um ohne weiteres auch die Entfernung und Anheftung der Pollinien zu erreichen. Das ist auch noch der Fall bei den Formen der zweiten Hauptgruppe. Hier ist die Rostellklebmasse mit der angrenzenden Epidermis gleichfalls fest verbunden, während der letzteren wieder die Pollinien anhaften. Nur daß die Anheftung hier lediglich mit den spitz ausgezogenen und besonders klebrigen Enden der Pollinien und Halbpollinien erfolgt, während bei den mit Stipes versehenen Formen, wie auch bei den Ophrydinen die Anheftung mittels eines besonderen, aus einer stellenweise mächtig entwickelten Tapete hervorgehenden Klebstoffes erfolgt.

Primitiv gegenüber diesen Formen erscheint die Anheftung der Pollinien bei den Formen der ersten Hauptgruppe; das zeigt sich besonders bei *Dendrobium* und ähnlichen. Hier, wo die ganze Pollen-

masse in Gestalt eines einheitlichen Paketes, das aus den vier Pollinien gebildet ist, von der Anthere dargeboten wird, bedarf es wohl eines günstigen Zufalls, daß die Rostellklebmasse in so großem Umfange einerseits an dem die Blüte besuchenden Tier, andererseits an dem Pollinienpaket anhaftet, daß es zu dessen tatsächlicher Entführung kommt.

Leichter scheint das der Fall zu sein bei den Formen, wo entweder die Pollinien durch noch nicht so festen Zusammenschluß der Pollentetraden noch nicht eine derart starre Masse wie bei *Dendrobium* bilden, das ist z. B. bei *Bletilla* und *Sobralia* der Fall, andernteils auch dort, wo es sekundär zur Teilung der Pollinien in zwei Hälften und zur Bildung der Caudiculae kommt. Besonders in der Bildung der letzteren erscheint ein Moment gegeben, das schon infolge der meist sehr starken Klebrigkeit der Caudiculae und wohl auch infolge ihrer größeren Biagsamkeit und Schmiegsamkeit ein Anheften an den Insektenkörper mehr begünstigt.

b) Biologische Bedeutung der bei den Orchideen sich findenden Pollinienkonfiguration.

Es ergibt sich schließlich die Frage, inwieweit die Konfiguration der Pollinien von irgendwelcher biologischen Bedeutung ist. Eine solche liegt zweifellos vor bei den Formen mit Caudiculabildung; einerseits insofern, als die Schaffung bandförmiger Gebilde, wie das bei *Nephelephyllum*, den *Lealiinen*, *Phajinen* und anderen der Fall ist, anderenteils die Schaffung stark zugespitzter Pollinien, primär wie bei den *Coelogyninen*, *Physurinen* und *Spiranthinen* oder sekundär durch Zerreißen der äußerst dünnen Caudiculae, wie bei *Eria floribunda*, *Arpophyllum* und den *Glomerinen*, offensichtlich erheblich die Anheftung an die Klebmasse erleichtert.

Bei Formen, wo es zur Aufteilung der Pollinien in je zwei Hälften kommt, liegt auch nahe, an eine Beziehung zwischen der Größe des Eingangs zur Narbenhöhle und der Größe der Teilprodukte der Pollinien zu denken. Doch hat der Vergleich der Größe des Narbeneingangs mit der Größe rekonstruierter, also nicht zerteilter, Pollinien ergeben, daß die Pollinien auch dann noch in die oft sehr große Narbenhöhle eingeführt werden könnten, wenn sie nicht die Durchteilung erfahren hätten. Die Fig. 16, 23—25, 30—33, 49 und 50, 120—122, 128—131, in denen die Säule einer geöffneten Blüte und die Pollinien in gleicher Vergrößerung gezeichnet sind, mögen zum Beweis dienen. Umgekehrt ist, worauf bereits Darwin hingewiesen hat, bei den Gon-

gorinen, wenigstens bei den untersuchten Stanhopea- und Gongora-Arten, der Eingang zur Narbenhöhle derart klein, daß es nicht abzusehen ist, wie die hier sehr großen Doppelpollinien zu den Narben gelangen sollen.

Es mag indes die wenigstens bei den Formen der ersten Hauptgruppe allgemeine und auch bei den Glomerinen und Podochilinen wiederkehrende Teilung der Pollinien in zwei Hälften insofern eine biologische Bedeutung besitzen, als mittels derselben die Möglichkeit besteht, die Narben von mehreren Blüten mit Pollen einer Anthere zu versehen. Wenn wir annehmen, daß die Pollenmassen einer Anthere einem Insekt anhaften, so werden, sofern die Pollinien mehrfach zerteilt sind, gegebenenfalls nur einzelne dieser Pollinienhälften jeweils an den Narben einer Blüte haften bleiben, und der Pollen einer Anthere kann mehrere Blüten befruchten. Das gleiche ist mutatis mutandis auch bei den Polychondreen und den Formen mit Massulabildung der Fall. Auch hier ist zunächst in der Verbindung der Pollentetraden untereinander gesorgt für die Ermöglichung der vollständigen Entfernung des gesamten Pollens aus der Anthere, dann aber kann in der lockeren Bindung der Pollentetraden bei den Polychondreen und der lockeren Zusammenfügung der Massulae auch ein Moment gegeben sein, das es ermöglicht, daß bei der ersten Berührung mit den Narben einer Blüte nicht die gesamte Pollenmasse, sondern nur ein Teil abgestreift wird, während der übrigbleibende Rest noch für weitere Blüten in Betracht kommt.

Ganz gegen eine derartige Auffassung spricht freilich der Umstand, daß es bei allen Formen der dritten Hauptgruppe ganz im Gegenteil, statt zu einer Zerteilung der Pollinienmassen, noch innerhalb der einzelnen Theken zu einer oft sehr breiten Vereinigung der beiden Pollinien kommt.

c) Lage der Anthere.

Was die Lage der Anthere betrifft, so ergibt sich aus dem Vergleich sämtlicher monandrischer Formen, daß die innigste Beziehung zwischen der Lage der Rostellklebmasse und der Lage derjenigen Teile der Pollinien in der Anthere besteht, die für die Anheftung besonders in Betracht kommen.

Primär handelt es sich in sämtlichen Fällen um eine aufrecht stehende Anthere, nur daß in Zusammenhang mit der Lage der Rostellklebmasse in der Mehrzahl der Fälle früher oder später im Laufe der Entwicklungsgeschichte der Blüte eine Umbiegung der Anthere stattfindet.

Aufrechte Stellung behält die Anthere ständig bei *Goodyera* und *Spiranthes*. Infolge der weiten Ausziehung des Rostellums liegt der in seiner Mitte befindliche Rostellklebkörper gerade dem spitzen Ende der Pollinien gegenüber. Gleichfalls aufrecht bleibt auch die Anthere von *Ceratostylis*. Hier erreicht die den Klebkörper tragende Rostellspitze gerade die halbe Höhe der Anthere, eben jene Stelle, an welcher in der Anthere die Caudicularbänder der acht Halbpollinien in den beiden gegeneinander gewandten Theken konvergieren. Ständig aufrechte Stellung behält schließlich auch noch die Anthere der *Ophrydinen*. Nur daß hier entsprechend der Ausbildung der Pollinienklebmasse am unteren Ende der Anthere das Rostellum sehr kurz entwickelt ist. Es kommt zu einem taschenförmigen Umgreifen der untersten Partien der beiden Theken von beiden Rostellflanken.

In der Mehrzahl der Fälle kommt es indes zur Umbiegung der Anthere, und zwar in allen den Fällen, wo das apikale Ende des Rostellums im Verhältnis zur Längsachse des Gynosteniums horizontal liegt.

In den Formen der ersten Hauptgruppe, wo die Umbiegung der Anthere erst unmittelbar vor Aufblühen der Knospe stattfindet, kommt es zu einer Neigung der Anthere um ungefähr 90° und zur Auflagerung der Pollinien auf das meist horizontale Rostellum; dabei kann in Fällen mit sehr starker Vorwölbung der Antherenvorderseite die Neigung eine geringere als 90° sein oder wie bei den *Coelogyninen* mit den nur an der Spitze der Pollinien entwickelten kaudikularen Partien gegen 120° betragen. Bei den Formen der dritten Hauptgruppe ist die Anthere stets so gebogen, daß die an der Antherenspitze entwickelte Pollinienklebmasse annähernd über das hintere Ende der Stipesplatte zu liegen kommt; sei es, daß es sich dabei um Umbiegung der Anthere um 90° handelt wie z. B. bei *Oncidium* oder daß es zu einer Biegung um 180° und damit sogar zur sekundären Verwachsung der Vorderseite der Anthere mit dem Konnektiv, wie bei *Catasetum*, kommt. In allen diesen Fällen findet die Umbiegung bereits in sehr frühem Entwicklungsstadium statt, so sehr zum Teil, daß bei *Maxillariinen*, *Lycastinen*, *Zygopetalum*, *Cymbidium*, *Cyrtopodium* und einigen *Oncidiinen* die Umbiegung der Anthere wohl schon bei ihrer Anlage sich findet.

Schließlich die Stelle der Umbiegung der Anthere betreffend, so findet diese meist an der Antherenbasis statt, so daß die Theken selbst nicht in die Biegung miteinbezogen werden; nur bei den eben zuletzt genannten Formen kommt es zu einer Biegung in der Mitte der Theken durch stark gefördertes Wachstum der hinteren Seite der Anthere.

Systematik der Orchideen.

Die hier vorliegenden Untersuchungen die sich über 80 Gattungen aus 27 größeren Gruppen der Orchideen erstrecken, berechtigen zu einer Stellungnahme zu den Systemen, in welchen die Orchideen gegliedert werden.

Pfitzer hat in seinem „Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen“ in dem Kapitel „Kritik der bisherigen Anordnung der Orchideen“ über die Systeme von Crantz und Swartz, L. C. Richard, Robert Brown, Reichenbach, Lindley und Bentham und Hooker ausführlich genug berichtet, als daß hier im einzelnen darauf einzugehen wäre. Es sind in allen diesen Systemen einige Gruppen als scharf umrissen erkannt worden, die der Apostasiinen, Cyripedilinen und Ophrydinen, gleichgültig ob sie nun dem Rest in seiner Gesamtheit oder dessen Teilgruppen als gleichwertig koordiniert, angesehen wurden. Da auch Pfitzer derselben Meinung sich anschließt, kann von einer weiteren Erörterung hierüber abgesehen werden. So verbleiben die Formen, die Lindley in die Gruppe der Arethuseae, Neottieae, Malaxeeae, Epidendreae und Vandeeae gliederte, während Bentham nur die drei Gruppen der Neottieae, Epidendreae und Vandeeae unterschied, indem er die Lindleyschen Arethuseae der Gruppe der Neottieae, die Malaxeeae der Gruppe der Epidendreae angliederte.

Dabei waren als Kriterien für die Aufstellung der fünf bzw. drei Gruppen folgende Gesichtspunkte verwandt worden:

1. die Lage der Anthere zur Endfläche der Säule,
2. das Bleiben oder Abfallen des Staubbeutel,
3. die Beschaffenheit der Pollenmassen,
4. die Anhanggebilde der letzteren. (Zit. aus Pfitzer, a. a. O. pag. 21.)

Pfitzer hat die hier gegebenen Momente nicht als ausschlaggebend anerkannt, sondern ein eigenes System auf Grund folgender Gesichtspunkte gegeben:

1. die endständige oder seitenständige Infloreszenz,
2. die Blattstellung,
3. die Gliederung der Laubblätter,
4. deren Knospenlage,
5. Homoblastie und Heteroblastie der Stämme,
6. die relative Stellung der Infloreszenz zum Laubtrieb gleichen Grades,
7. die Wachstumsbegrenzung der Triebe. (Zit. aus Pfitzer a. a. O. pag. 34.)

Pfitzer ist um die Aufstellung seines neuen Systems zu rechtfertigen, zunächst mit einer recht zersetzenden Kritik über die bei den Systemen von Lindley und Bentham und Hooker ausschlaggebenden Kriterien hergefallen. Indessen nicht mit Recht.

Ehe mit der Wiederholung und Widerlegung der Pfitzerschen Angriffe begonnen werde, sei zunächst noch die Ansicht des Verfassers über die Natürlichkeit des Benthamschen Systems auf Grund der hier vorliegenden Untersuchungen angeführt.

Es ergibt sich ohne weiteres, daß die Formen, welche hier in der ersten Hauptgruppe zusammengefaßt sind, im wesentlichen der Gruppe der Epidendreen Benthams entsprechen. Inwieweit die Zuziehung von *Bletilla* und *Sobralia* gerechtfertigt ist, muß dem Systematiker zu entscheiden überlassen bleiben, nach unserer Auffassung stellen sie blütenmorphologisch jedenfalls Vorläufer der Epidendreen Benthams dar und werden deshalb in die Gruppe miteinbezogen.

Die Formen der dritten Hauptgruppe entsprechen der Benthamschen Gruppe der Vandeen, nur die *Podochilinen* und *Glomerinen* sind auszuschalten.

Die in der zweiten Hauptgruppe vereinigten Formen stellen in systematischer Hinsicht keine einheitliche Gruppe dar. Nahe verwandt unter sich sind sicher die *Podochilinen* und *Glomerinen*, gleichfalls auch wieder *Physurinen* und *Spiranthinen*, während die *Ophrydinen* sicher als eine einheitlich geschlossene Gruppe, die in ihrer Entwicklungshöhe ungefähr der Gruppe der Vandeen parallel steht, anzusehen ist.

Was die Benthamschen *Neottieen* betrifft, so stellen sie, trotzdem auch Pfitzer und Schlechter sie im wesentlichen in der ursprünglichen Fassung anerkannt haben, sicher keine homogene Gruppe dar. Doch fehlte dem Verfasser zu einer eingehenden Untersuchung das entscheidende Material¹⁾.

Es sei nun einiges aus den Pfitzer'schen Einwänden gegen das Benthamsche System angeführt.

Was die ersten drei Argumente betrifft, welche Bentham als Kriterien für sein System benützte, so hat Pfitzer ja zweifellos recht, wenn er sie allein nicht gelten läßt, aber er übersieht, daß jedes allein von ihnen auch nicht entscheiden soll.

Wir wenden uns zunächst zu der Frage nach der Bedeutung der Konsistenz des Pollens. Gewiß hat Pfitzer recht, wenn er sagt, es

1) Untersuchungen über die hierher gehörigen einheimischen Formen sind im Gange, konnten jedoch noch nicht zum Abschluß gebracht werden.

handle sich hier um ganz späte Differenzierungen; anderenteils kann nach den hier vorliegenden Untersuchungen nicht geleugnet werden, daß bestimmte Beziehungen bestehen zwischen der Konsistenz des Pollens und der Ausbildung des Rostellums. Nun wendet Pfitzer ein, daß „die Variation in der Pollinienkonsistenz in nächster Beziehung zu der Befruchtung der Blüten durch Insekten“ stünden. Es fragt sich aber, ob dem wirklich so ist, ob z. B. das Pollinarium einer *Vanda* weniger funktionsfähig wäre, wenn die Pollinien nicht wachsartig, sondern von der Konsistenz eines *Spiranthespolliniums* wären; oder, wenn wir *Haemaria* und *Spiranthes* vergleichen, so resultiert in beiden Fällen das gleiche Pollinarium, hier indes Pollen mit Massulabildung, dort das typische *Polychondreenpollinium*. Oder die Formen der ersten Hauptgruppe: wenn wir die Pollinienanheftung bei *Nephelaphyllum* der bei *Laelia* vergleichen, so wird sie ganz gleich erfolgen, ungeachtet daß die Pollinien von *Laelia* wachsartig, die bei *Nephelaphyllum* von lockererem Gefüge sind.

Hier, in der Ausbildung der Pollinien, liegen ebenso spezifische Äußerungen der Entwicklungstendenz vor, die nicht in direkter Beziehung zur Anpassung an die Außenwelt stehen, wie wenn es sich um die Ausbildung konvolutiver und duplikater Knospelage der Blätter handelt. Und selbst wenn in der Konsistenz der Pollinien Anpassungen vorlägen, mit welchem Recht sind sie dann weniger von systematischer Bedeutung als die wasserspeichernden Internodien bei vielen Orchideen, nach deren Vorhandensein oder Fehlen Pfitzer seine Gruppen höchst unnatürlich zusammenfaßt?

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß der Verfasser in der Konsistenz der Pollinien ein ausschlaggebendes Charakteristikum sieht. Nur wenn ganze Gruppen, wie z. B. die Formen der dritten Hauptgruppe oder die *Ophrydinen* in der Beschaffenheit der Pollinien übereinstimmen, so ist das eben ein Punkt, der gleichfalls mitspricht in der Beantwortung der Frage nach der wirklichen Zusammengehörigkeit der Formen.

Wir führen noch einen Satz aus der Pfitzer'schen Kritik an, der beweist, wie sehr Pfitzner um eine vorgefaßte Meinung gegen das Bentham'sche System zu stützen, alle Gründe, auch die wenigst stichhaltigen, ins Feld führte. Er schreibt a. a. O. pag. 24: „Außerdem besteht das praktische Bedenken, daß der Systematiker, wenn die Pollinien aus den Blüten durch Insekten entfernt sind, was oft genug vorkommt, ganz hilflos ist und sein Hauptmerkmal verliert.“ Nun beruht bekanntlich unser ganzes System der Angiospermen im wesent-

lichen auf der Ausbildung der Blüte. Angesichts der Pfitzer'schen Argumentation liegt die Frage nahe, ob es nicht auch durch ein anderes zu ersetzen sei. Derselbe Systematiker, der einmal die Pollinien entfernt findet, könnte ja ein anderes Mal einer gerade nicht blühenden Pflanze aus irgendeiner Familie begegnen, und wäre dann wieder „hilflos“ und „hätte sein Hauptmerkmal verloren“.

Höchst bedenklich werden die Angriffe Pfitzer's gegen Bentham da, wo es sich um die Besprechung der sogenannten Anhangsgebilde der Pollinien handelt.

Pfitzer schreibt a. a. O. pag. 26: „Das ganze Gewicht des Unterschieds fällt darauf, ob das Anhängsel des Polliniums eine Caudicula oder eine Stipes ist: erstere charakterisiert die Epidendreen, letztere die Vandeen.“ Richtig erkennt er dann, daß die Caudicula „aus dem Inneren der Anthere stammt“, während der Stipes „ein Teil des Rostellums oder der ? Säulenoberfläche ist“.

Wieder kommt indessen nun eine Gegenargumentation, an deren Beweiskraft sehr zu zweifeln ist a. a. O. pag. 26: „Wir bedürfen aber schon entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen oder wenigstens eingehender mikroskopischer Prüfungen, um festzustellen, ob solch ein minimales Anhängsel eine Caudicula oder eine Stipes ist, nur so läßt sich die systematische Stellung der Pflanze bestimmen“. Man denke nur wieder, wie sehr oft auch in der Systematik die schwierigeren Entscheidungen der mikroskopischen Untersuchung überlassen sind, man denke nur z. B. an die Rolle, welche die Ausbildung und Stellung der Samenanlagen bei den Angiospermen besitzt; von Moosen und Algen gar nicht zu sprechen, deren genauere morphologische und systematische Erkenntnis stets nur mit Hilfe des Mikroskopes möglich ist.

Pfitzer fährt fort a. a. O. pag. 26 ff.: „Wie ist es nun aber, wenn, da ja die Klebmasse an sich unwichtig ist, eine Epidendree keine oder fast keine Caudicula hat — ist sie dann eine Malaxidee oder eine Vandee?... Die Frage spitzt sich dahin zu, gibt es eine scharfe Grenze zwischen denjenigen Blüten, in welchen nur die Klebmasse sich abtrennt, was ja ohne Bedeutung sein soll, und denen, wo außerdem noch eine nicht klebrige Membran zwischen Glandula (= Klebmasse) und Pollinium eingeschaltet ist?“

Damit hat Pfitzer die wesentlichen und entscheidenden Fragen in der Beurteilung der beiden meistumstrittenen Gruppen der Epidendreen und Vandeen festgestellt. Allerdings ohne sie zu beantworten.

Die Beantwortung ergibt sich aus den hier geführten Untersuchungen. Sie sprechen deutlich genug, daß die Frage gegen Pfitzer

und dahin entschieden ist, daß eine scharfe Grenze zwischen Epidendreen und Vandeen gezogen werden kann und muß.

Und wenn sich Pfitzer auf Darwin beruft a. a. O. pag. 27, der sich dahin ausgesprochen hat, daß die allmählichsten Abstufungen bestehen zwischen Vandeen mit großem, deutlichem Stipes und anderen Formen derselben Gruppe, die nur Andeutungen davon zeigen, und daß sich die Reihe auch außerhalb der Vandeen fortsetze, weil, wo überhaupt Klebmasse zur Anheftung der Pollinien auftrete, diese aus dem Rostellum stamme, so ist das zunächst noch kein Beweis gegen die Präzision der Bentham'schen Gruppierung.

Es bleibt immer als Charakteristikum der Epidendreen feststehend die primitive Art der Rostellbildung, bei welcher lediglich auf der der Anthere abgewandten Seite Klebmasse, die sich nicht als Ganzes geschlossen ablöst, produziert wird, ohne daß auch die Epidermis der der Anthere zugewandten Rostellseite mit in den Dienst der Pollenübertragung träte.

Und es gilt als Charakteristikum der Vandeen:

1. die Bildung eines Stipes, bestehend aus Stipesplatte und einer sich einheitlich ablösenden Rostellklebmasse und
2. die Bildung einer Klebmasse, die hervorgeht aus der stellenweise vergrößerten Tapete der Pollinien und deren Anheftung an die Stipesplatte dient.

Was den ersten Punkt betrifft, so leiten Fälle mit sehr kurz ausgebildeter Stipesplatte, wie die Maxillaren und *Xylobium pallidiflorum*, auf die sich Pfitzer natürlich bezieht, über zu den Formen, wie sie in der zweiten Hauptgruppe zusammengefaßt wurden, bei denen die Bildung einer freien Stipesplatte unterbleibt. Indem es dort jedoch nicht, wie bei den Vandeen, zur Zwischenschaltung von parenchymatischen Elementen zwischen die sich ablösende Klebmasse und die der Vandeenstipesplatte homologe Epidermispartie kommt, bleibt auch hier die Trennung scharf genug.

Was nun den zweiten Punkt betrifft, die Bildung von Klebstoff innerhalb der Anthere zum Zweck der Anheftung der Pollinien an die Stipesplatte, so hat ihn Pfitzer überhaupt nicht berücksichtigt. Uns scheint er bedeutend genug, da er nochmals eine scharfe Grenze gegen die Formen unserer zweiten Hauptgruppe zieht, selbst wenn die Ausbildung der apikalen Partie des Rostellums dort als erster Schritt zur Stipesbildung, wie sie bei den Vandeen vorliegt, anzusehen ist. Und wenn man vielleicht einwendet, Ophrydinen und Vandeen wären auf Grund unserer Trennungsmerkmale nicht zu unterscheiden, so mag

hier zunächst genügen, daß bei den ersteren die mächtige Entfaltung der Tapete, aus welcher die Pollinienklebmasse hervorgeht, an der Basis der Pollinien, bei den Vandeen an deren Spitze auftritt. Übrigens wird auch sonst niemand derartig im allgemeinen verschieden entwickelte Formen zusammenfassen wollen. Letzten Endes kann eben stets nur der Vergleich aller Merkmale zu einem befriedigenden Resultat führen und der allgemeine morphologische Aufbau wird besonders da am meisten zu bedeuten haben, wo innerhalb einzelner Momente in der Gestaltung der Blüte eine Konvergenz vorliegt.

So erscheint im allgemeinen das Bentham und Hoocker'sche System trotz der Anfechtungen von seiten Pfitzers, als ein System, das zweifellos die Hauptgruppen innerhalb der Orchideen präzise erfaßt hat und erfassen läßt.

Nur was die uns nicht homogen erscheinende Gruppe der Neottieen betrifft, die übrigens auch von Pfitzer und Schlechter in der alten Fassung beibehalten wurde, so werden Untersuchungen an Material, das alle die einzelnen Untergruppen umfaßt, hier noch einzusetzen haben. Daß ein Teil der Neottieen wohl zu den Epidendreen zu rechnen ist, ergibt sich aus den Untersuchungen an *Bletilla* und *Sobralia*. Daneben finden sich Formen mit offenbar noch sehr ursprünglicher Rostellbildung, dafür spricht die Gattung *Vanilla*. Zuletzt besitzt die Gruppe z. B. in den hier untersuchten *Physurinen* und *Spiranthinen* Formen, die in der Entwicklung ihres Rostellums über die Gruppe der Epidendreen hinausgehen und überleiten zu Formen mit ausgesprochener Stipesbildung.

Unklar erscheint zuletzt die Stellung der *Glomerinen* und *Podochilinen*. Einer unmittelbaren Einfügung in die Vandeen, wie sie Bentham vornahm, widerspricht zunächst schon die Konfiguration der Pollinien, die sich letzten Endes von extrem entwickelten Formen der Epidendreen, wie *Eria floribunda*, *Arpophyllum* ableiten. Anderenteils weicht die Rostellbildung in der typischen Entwicklung einer sich als Ganzes ablösenden Klebmasse und der damit verbundenen Epidermis so sehr von der der Epidendreen ab, daß an eine Angliederung hieran gleichfalls nicht zu denken ist.

Wenn nun im Vorhergehenden die Gültigkeit des Bentham'schen Systems zu erweisen versucht wurde, so bleibt noch immer der Einwand bestehen, ob nicht eben das System von Pfitzer auf Kriterien sich stützt, deren Annahme ein tieferes Erfassen der tatsächlichen Verwandtschaft der Orchideen ermöglicht. Das ist indessen nicht der Fall.

Zunächst die erste Gliederung der monandrischen Formen in Basitonae und Acrotonae betreffend, so ist der Begriff der Basitonen, der sich mit der Gruppe der Ophrydinen deckt, sicher zurecht bestehend. Anders liegen die Verhältnisse bei den Formen, die Pfitzer als Acrotonae zusammenfaßt. Von Acrotonie kann gesprochen werden unter den hier untersuchten Formen bei Physurinen und Spiranthinen, bei Coelogyninen und im gewissen Sinne noch bei den Formen der dritten Hauptgruppe, sofern man unter acroton versteht, die Umbildung der Pollinien an ihrem oberen Ende im Zusammenhang mit der Ausbildung von Einrichtungen die zu ihrer Anheftung dienen. Mag es sich nun handeln um Zuspitzung der Pollinien, wie bei den ersten drei Gruppen, oder um die Ausbildung einer mächtigen Tapete, wie bei den Formen der dritten Hauptgruppe. Auch so liegen freilich noch immer sehr heterogene Momente vor. Allen übrigen Formen dagegen ist die Acrotonie völlig abzusprechen. Wer will, könnte bei Formen wie *Laelia* und ähnlichen von Mesotonie sprechen, insofern, als Einrichtungen, welche mit der Pollinienanheftung in Beziehung stehen: die Caudiculabildung, hier an der vorderen Flanke der Pollinien, also in der Mitte zwischen oberem und unterem Ende der Pollinien sich finden. Dann splintern allerdings Formen wie *Dendrobium* und andere nochmals ab.

Die zweite Charakteristik betreffend, ob die Infloreszenzen end- oder seitenständig auftreten, also acranthe oder pleuranthe Formen vorliegen, so bleibt zunächst die Frage offen, was ursprünglicher sei. Nun ergibt sich aus dem Pfitzer'schen Schlüssel ohne weiteres, daß die überwiegende Mehrzahl der acranthen Formen sich bei den weniger hoch entwickelten Gruppen denen der Epidendreen findet. Auch die diandrischen Formen sind acranth, anderenteils sind die zweifellos recht abgeleiteten Ophrydinen gleichfalls acranth. Und was die Durchführbarkeit der Einteilung betrifft, so stößt die Sache da auf Widerstand, wo, wie bei den Podochilinen end- und seitenständige Blütenstände zusammen sich finden. Was hier die Zuteilung zu den *Acranthae*, die Pfitzer vornahm, rechtfertigt, bleibt unklar.

In wie weit die anderen vegetativen Merkmale, wie sie bereits oben aufgeführt wurden, wirklich zu einer eindeutigen Gliederung führen, wurde nicht untersucht. Selbst wenn es der Fall wäre, bleibt immer noch der Einwand bestehen, daß es sich um zweifellos recht nebensächliche Momente handelt.

Endlich der Unterschied zwischen Homo- und Heteroblastie der Sprosse, ob ein oder mehrere Internodien zu Wasserspeichern verdickt sind; wenn, um nur zwei Beispiele herauszugreifen, innerhalb der

Gruppe der Ponerinen alle Übergänge von schlanken Stämmen zu homoblastischen und heteroblastischen sich finden, und wenn innerhalb der einen einzigen Gattung *Dendrobium* wieder alle drei Möglichkeiten: schlanker Stamm, Homoblastie und Heteroblastie verwirklicht sind, so kann unmöglich ein Moment gegeben sein, das mit Recht ein anderes Mal große Gruppen eint und trennt.

München, Pflanzenphysiologisches Institut. 22. April 1919.

Literatur.

- 1) Darwin, Charles, Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. 2. Aufl. 1877. Aus dem Englischen übersetzt von J. V. Carus.
- 2) Goebel, Karl v., Organographie der Pflanzen II. 1898—1901.
- 3) Jost, Ludwig, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. 1913.
- 4) Pfitzer, Ernst, Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen. 1882.
 - Morphologische Studien über die Orchideenblüte. 1886.
 - Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen. 1887.
 - Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Orchideenblüte. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. XIX. 1888.
- 5) Reichenbach, H. G., De pollinis Orchidearum genesi ac structura et de Orchideis in artem ac systema redigendis. 1852.
- 6) Schlechter, Rudolf, Die Polychondreae und ihre systematische Einteilung. Englers Jahrb. XLV. 1911.
- 7) Schlechter, Rudolf, Die Orchideen. Berlin 1915.
- 8) Wolf, Th., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Orchideenblüte. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1865.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. 1. Einführung in das Thema	213
2. Erläuterung der Fachausdrücke	214
II. Spezieller Teil	217
Apostasiinae	217
Cypripedilinae	217
Vanillinäe (<i>Vanilla</i>)	218
1. Hauptgruppe:	220
Bletillinäe (<i>Bletilla</i>)	221

	Seite
Sobraliinae (Sobralia)	222
Dendrobiinae (Dendrobium, Eria)	222
Bolbophyllinae (Bolbophyllum, Megaclinium, Cirrhopetalum) . .	225
Collabiinae (Nephelaphyllum)	226
Laeliinae (Laelia, Schomburgkia, Sophronitis, Neolauchea, Isabelia, Cattleya, Encyclia, Epidendrum; Leptotes, Brassavola, Homalo- petalum, Hormidium, Lanium; Laeliocattleya)	228
Ponerinae (Arpophyllum, Coelia)	237
Phajinae (Phajus, Acanthephippium, Calanthe, Chysis)	239
Pleurothallidinae (Octomeria, Restrepia, Stelis, Pleurothallis, Scaphosepalum, Masdevallia)	242
Coelogyninae (Coelogyne, Neogyne, Pholidota, Platyclinis) . .	247
2. Hauptgruppe	251
Physurinae (Goodyera, Haemaria)	251
Spiranthinae (Spiranthes)	254
Ophrydinae (Gymnadenia, Cynosorchis, Orchis; Anacamptis) . .	254
Podochilinae (Appendicula, Podochilus)	260
Glomerinae (Ceratostylis)	263
3. Hauptgruppe	265
Maxillarinae (Trigonidium, Maxillaria, Ornithidium, Mormolyce)	266
Lycastinae (Lycaste, Xylobium, Angulsa, Bifrenaria)	268
Zygopetalinae (Zygopetalum)	270
Cymbidiinae (Cymbidium)	270
Cyrtopodiinae (Cyrtopodium)	273
Gongorinae (Gongora, Stanhopea)	275
Oncidiinae (Oncidium, Odontoglossum, Cochlioda, Brassia, Miltonia, Ada, Gomeza)	277
Sarcanthinae (Renanthera, Anocentrum, Sarcocochilus, Aerides, Tricho- glottis, Acampe, Saccolabium, Phalaenopsis, Angraecum, Vanda, Stauropsis, Euanthe)	282
Catasetinae (Catasetum)	287
III. Allgemeiner Teil	289
1. Ausbildung der Pollinien	289
2. Ausbildung des Rostellums	295
3. Beziehungen zwischen Anthere und Rostellum	296
a) Beziehung zwischen der Ausbildung und Konfiguration der Pollinien und der Ausbildung des Rostellums	296
b) Biologische Bedeutung der bei den Orchideen sich findenden Pollinien- konfiguration	299
c) Lage der Anthere	300
4. Systematik der Orchideen	302
Literatur	309



Fig. 1.



Fig. 2.

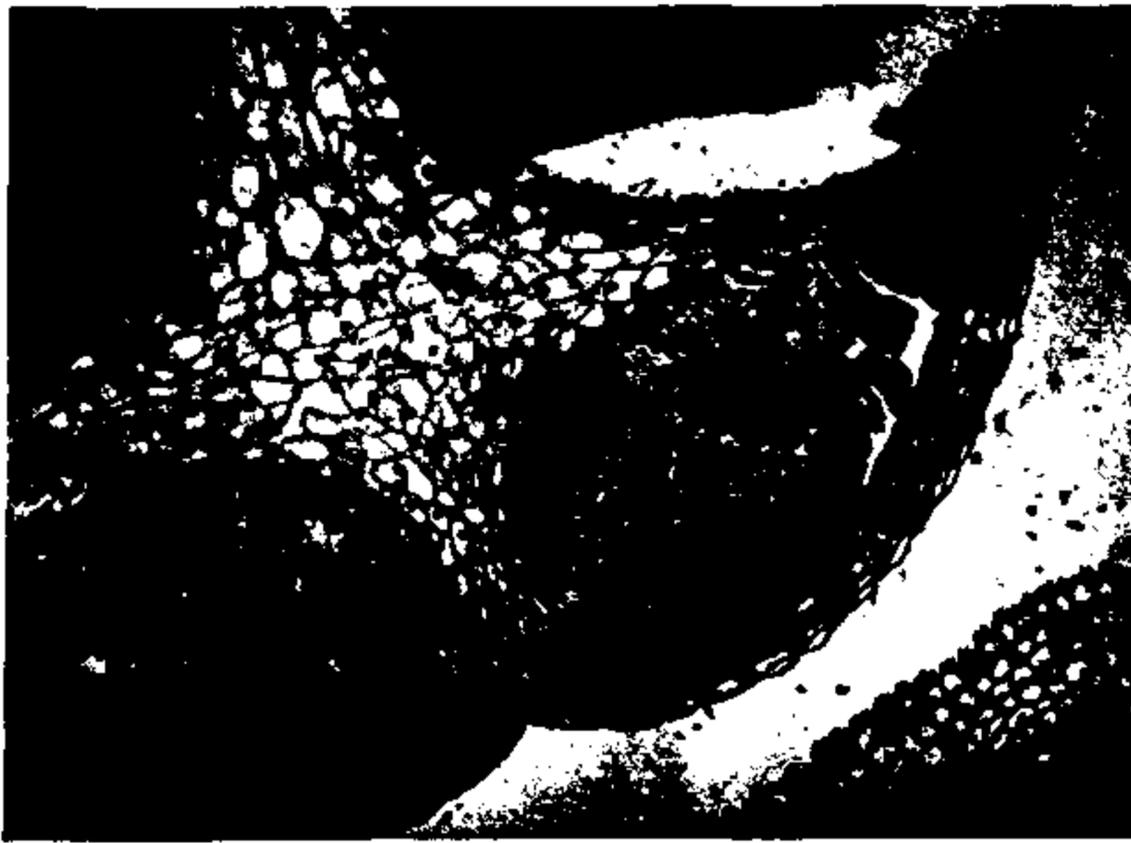


Fig. 3.

Mikrophotographien von:

1. *Pholidota imbricata*. (Ausschnitt aus Fig. 74.) Querschnitt durch das obere Ende eines inneren Polliniums.
2. *Coelogyne cristata*. (Ausschnitt aus Fig. 72.) Querschnitt durch das obere Ende einer Theka.
3. *Cattleya Bowringiana*. Querschnitt durch eine Theka an ihrer Vorderseite. Caudiculae und vordere Pollinienpartie.

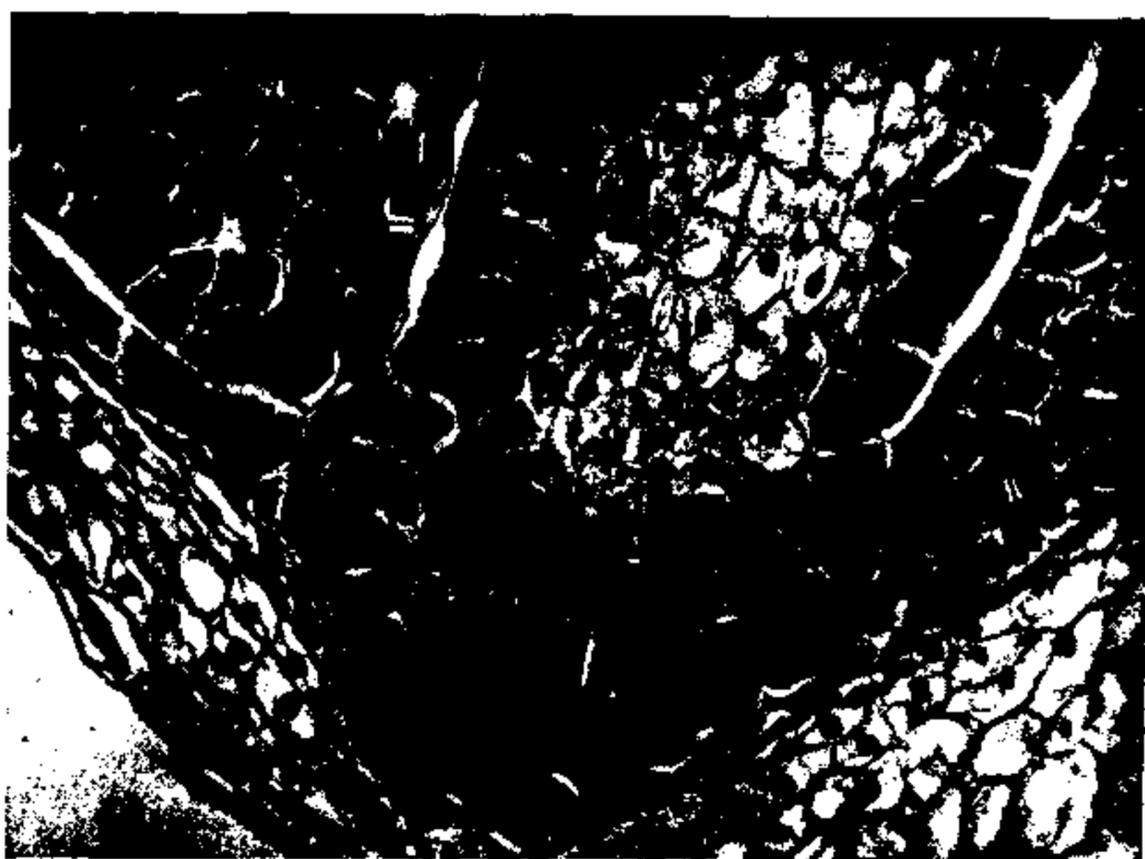


Fig. 1.

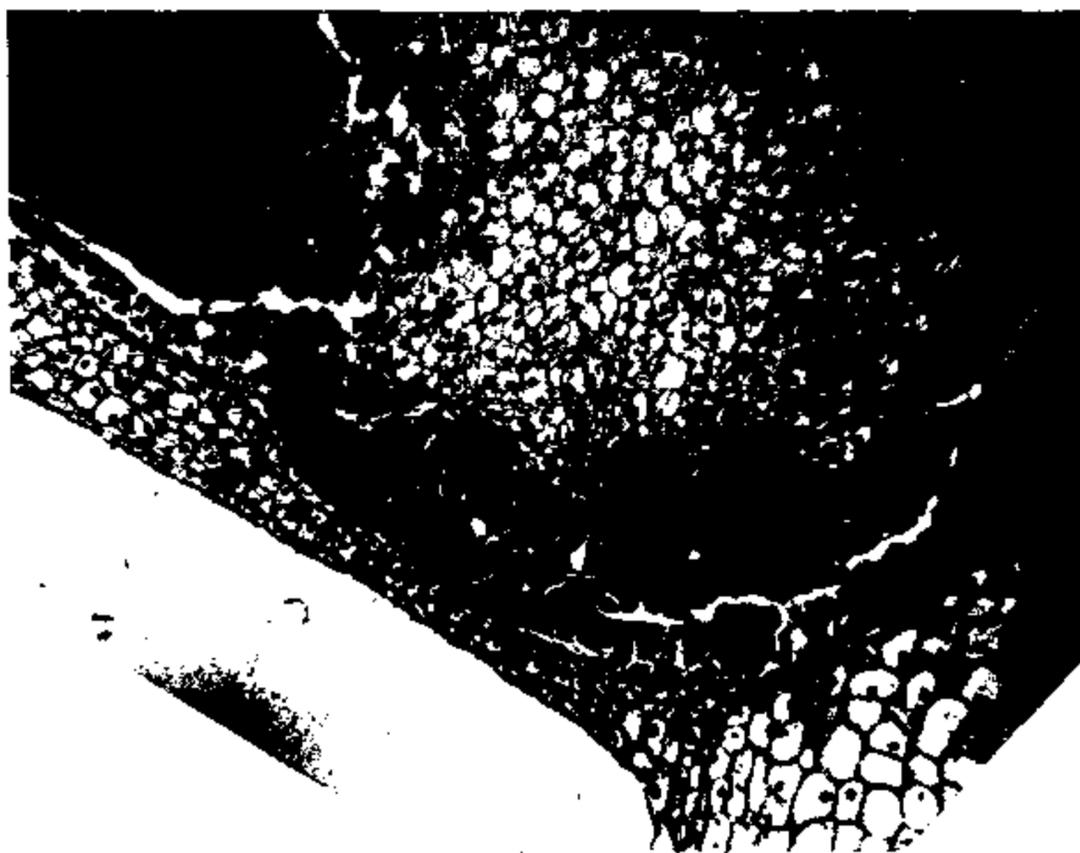


Fig. 2.

Mikrophotographien von:

1. *Zygopetalum Mackayi* (Ausschnitt aus Fig. 159.) Tapetenbrücke zwischen den beiden Pollinien einer Theka.
2. *Bifrenaria Harrisoniae*. (Ausschnitt aus Fig. 138.) Tapetenbrücke zwischen den beiden Pollinien einer Theka.



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

Mikrophotographien von:

1. *Stanhopea tigrina*. (Ausschnitt aus Fig. 176.) Querschnitt durch das obere Ende der beiden Pollinien und deren Tapetenbrücke.
2. *Angraecum sesquipedale*. (Ausschnitt aus Fig. 206.) Querschnitt durch die dem Konnektiv zugewandten Flanken der beiden Pollinien (beachte die Tapetenverbreiterung).
3. *Renanthera Imschootiana*. (Ausschnitt aus Fig. 209.) Längsschnitt durch die vordere Partie der beiden Pollinien (beachte die Tapetenverbreiterung).